А.В. ЯБЛОКОВ,

А.Г. ЮСУФОВ

ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ

Допущено
Министерством
высшего
и среднего
специального
образования
СССР
в качестве
учебного
пособия
для студентов
биологических
специальностей
университетов



МОСКВА
«ВЫСШАЯ ШКОЛА»
1976

Рецензенты:

кафедра генетики и дарвинизма Саратовского университета (зав. кафедрой проф. С. С. Хохлов) и Проблемный Совет по генетике и селекции АН СССР (Председатель Совета академик Д. К. Беляев)

Яблоков А. В., Юсуфов А. Г.

Я 14 Эволюционное учение. Учеб. пособие для студентов ун-тов. М., «Высш. школа», 1976.

331 с. с ил. и табл. Библиогр.: с. 313—315.

В книге определяются предмет и задачи теории эволюции, описываются развитие эволюционных идей, доказательства и методы изучения эволюции органической природы, рассматриваются единица, материал, факторы эволюции, возникновение приспособлений, проблема вида и видообразования.

Рассматриваются направления и закономерности эволюции: закономерности эволюции групп, органов и функций, онтогенеза. Приводится материал по проблеме происхождения человека.

Предназначается для студентов университетов. Может быть использовано специалистами-биологами и всеми интересующимися проблемой эволюции.

Я $\frac{21001-328}{001(01)-76}$ 90—76 57.022

ВВЕДЕНИЕ

Термин «эволюция»[1] широко применяется в различных областях науки. Говорят об эволюции атомов, молекул, галактик, Земли, живой природы, машин, общества, методов познания и т. д., подразумевая под этим последовательные изменения во времени, ведущие к совершенствованию исходного состояния и возникновению нового.

Биологическая эволюция существенно отличается от всех других «эволюций». В основе биологической эволюции лежат уникальные процессы самовоспроизведения макромолекул и живых организмов, таящие в себе (как показывает история развития жизни на Земле) почти неограниченные возможности преобразования живых систем в ряду поколений.

Биологическая эволюция многообразна по процессам и результатам. Биологическая эволюция — необратимое и, в известной мере, направленное историческое развитие живой природы, сопровождающееся изменением генетического состава популяций, формированием адаптаций, образованием и вымиранием видов, преобразованиями биогеоценозов и биосферы в целом. Результатом биологической эволюции всегда является соответствие развивающейся живой системы условиям ее существования. Достижение этого соответствия сопряжено с преимущественным распространением одних и гибелью других дискретных биологических систем.

Долгое время идея эволюции органического мира оставалась лишь областью догадок. С появлением в середине XIX в. учения Ч. Дарвина, вскрывшего главные механизмы процесса эволюции, она получила научное обоснование. В наше время представления об эволюции органического мира прочно утвердились в науке и попытки опровергнуть их не могут иметь сколько-нибудь серьезного успеха. Изучению эволюционного процесса в современной науке уделяется большое внимание, и этим так или иначе занимаются все биологические дисциплины. Основываясь на данных специальных наук, *эволюционное учение изучает общие закономерности и движущие силы исторического развития живой природы.*

---

[1] Слово «эволюция» (от лат. evolutio — «развертывание») впервые было использовано в биологии шведским натуралистом К. Ш. Бонне в эмбриологической работе в 1762 г.

Не вызывает сомнения тот факт, что эволюционный подход к изучению живой природы все больше становится методологической основой биологии в целом. Конкретный фактический материал, интенсивно накапливаемый в разных разделах биологии, требует осмысливания — в первую очередь с эволюционных позиций. Специалист в любой области биологии, будь он ботаник, зоолог, физиолог, биохимик, генетик или биогеоценолог, нуждается в таких знаниях для успешного решения любой достаточно крупной специальной проблемы. Любые теории и гипотезы в биологии приобретают логическое завершение только тогда, когда они удовлетворяют эволюционному принципу.

Человечество в настоящее время озабочено грандиозными изменениями, происходящими в биосфере под влиянием антропогенных факторов. За короткий срок, в том числе и из-за недостаточного знания закономерностей эволюции биосферы, неразумное вмешательство человека в развитие природы привело к трагическим последствиям — нарушению природного равновесия в ряде районов планеты. Подобные последствия могут быть и еще более опасными в будущем при отсутствии научно обоснованных рекомендаций в организации отношений человека с биосферой. Научная разработка таких рекомендаций немыслима без эволюционного подхода, без изучения особенностей эволюции биосферы в прошлом и без знания законов развития отдельных видов и целых сообществ в настоящем. Поскольку проблема биосферы сегодня уже стала перед человечеством как «проблема № 1», постольку вооружение биологов знаниями в области эволюционного учения превращается в необходимость.

Эволюционное учение нельзя рассматривать как законченный раздел науки. Успехи и достижения во всех без исключения разделах биологии постоянно оказывают влияние на развитие эволюционного учения. Это влияние могло быть еще большим при достаточно хорошем знакомстве специалистов разных биологических дисциплин с содержанием, современным состоянием и основными направлениями развития эволюционного учения.

Эволюционное учение как дисциплина является комплексной. Однако эволюционное учение не есть некий конгломерат, собранный из «осколков» разных дисциплин. Эволюционное учение не только впитывает в себя фактический материал других наук, но и самостоятельно решает задачи, вытекающие из необходимости познания общих закономерностей эволюции, важной для полноценной общебиологической подготовки специалистов-биологов.

Комплексный обобщающий характер эволюционного учения был принят во внимание при выборе структуры и материала предлагаемого пособия. Известно, что в большинстве прежних отечественных курсов по эволюционному учению значительное место отводилось рассмотрению истории борьбы мнений вокруг проблем эволюции. Не вызывает сомнения, что каждая наука имеет свою историю и развивается в борьбе мнений; не составляет исключение и эволюционное учение. Не отрицая важности

знания истории эволюционного учения, мы считаем, что изучение истории должно служить предметом специального курса. Поэтому в настоящем курсе история эволюционных идей занимает лишь небольшое место (ч. II) и основой его является изложение содержания современного эволюционного учения.

После ряда обсуждений и критической оценки опыта создания таких курсов в нашей стране и за рубежом нами выбрана следующая структура. Курс разбит на 5 неравноценных по объему частей.

Часть I посвящена органической эволюции как объективному явлению; в ней рассматриваются необходимые сведения и общие положения об организации, возникновении и основных этапах эволюции жизни на Земле, рассматриваются основные доказательства эволюции и методы ее изучения. После краткого ознакомления с историей развития эволюционной мысли (ч. II) более подробно излагается учение о микроэволюции (ч. III). В этой части показано место и значение элементарных эволюционных явлений, единиц, материала и факторов эволюции, здесь же рассматривается механизм действия естественного отбора и его значение для преобразования видов и для формирования адаптаций. В IV части рассмотрены основные особенности эволюции филогенетических групп, органов, функций и онтогенеза, а также пути и направления макроэволюции (включая и традиционно входящую в курс эволюции проблему антропогенеза). Курс завершается анализом современного состояния и перспектив развития эволюционного учения (ч. V).

Учебное пособие по курсу эволюционного учения для университетов выходит в нашей стране в свет после тридцатилетнего перерыва: в 1945 г. в издательстве «Советская наука» вышел в свет учебник «Курс дарвинизма» проф. А. А. Парамонова (объемом более 45 печатных листов), в следующем, 1946 г., в том же издательстве вышло учебное пособие «Проблемы дарвинизма» акад. И. И. Шмальгаузена (объемом 39 печатных листов). Оба эти издания давно стали библиографической редкостью, не говоря уже о том, что приводимый в них материал частично устарел, и естественно, не может отражать успехов в развитии дарвинизма за последние десятилетия. В 1969 г. издательством «Наука» были опубликованы второе, расширенное до 43 печатных листов, издание «Проблем дарвинизма» акад. И. И. Шмальгаузена и «Краткий очерк теории эволюции» Н. В. Тимофеева-Ресовского, Н. Н. Воронцова и А. В. Яблокова (27 печатных листов). Эти две последние книги в настоящее время используются в ряде университетов в качестве основных руководств по курсу дарвинизма, хотя они рассчитаны скорее на научных работников и преподавателей, чем на студентов.

Перед авторами настоящего пособия была поставлена задача написания краткого, не более 25 печатных листов, курса эволюционной теории, доступного студентам университетов и учитывающего как классические направления в развитии эволюционного учения, так и те многочисленные достижения (в области генетики и молекулярной биологии в первую очередь) которые дополняют и развивают классический дарвинизм. Решение этой задачи исключало возможность подробного изложения материала по всем без исключения разделам дарвинизма, и в каждом из разделов

нам пришлось говорить лишь о наиболее существенных, с точки зрения авторов, фактах, гипотезах и закономерностях.

При подготовке пособия авторы исходили из необходимости изложения главных проблем современного эволюционного учения с указанием и нерешенных вопросов. Мы надеемся, что пособие будет необходимо как студентам, так и широкому кругу биологов и других специалистов, интересующихся проблемами эволюции.

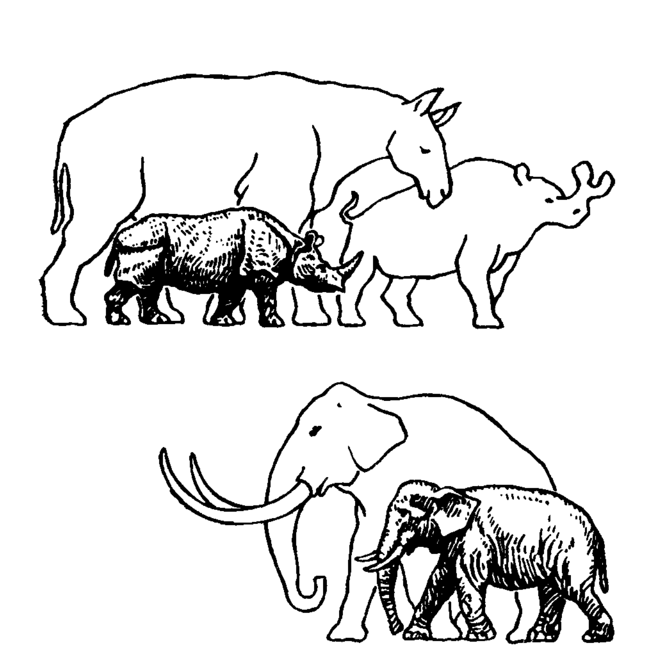
Все проблемы эволюционного учения невозможно охватить с одинаковой степенью полноты; часть проблем наукой только ставится, другая часть недостаточно разрешена. Более глубокое изучение проблем эволюционного учения может быть достигнуто путем самостоятельной работы над специальной литературой, краткий список которой прилагается в конце книги.

В основу предлагаемого пособия положен опыт чтения авторами курсов дарвинизма и истории эволюционных учений в Дагестанском университете в 1960—1975 гг. и курсов эволюционной теории в Московском государственном заочном педагогическом институте (1967—1969 гг.) и на физическом факультете МГУ (1969—1973 гг.).

Пособие готовилось при постоянном внимании со стороны проф. К. М. Завадского, Ю. И. Полянского, Н. В. Тимофеева-Ресовского, а глава «Антропогенез» — проф. Я. Я. Рогинского. В ходе всей работы над учебником эти и другие ученые оказывали нам помощь своими советами и консультацией. Всем лицам, оказавшим помощь в подготовке пособия, авторы выражают свою благодарность и признательность. Мы с благодарностью встретим все критические конструктивные замечания и пожелания, которые просим направлять на наше имя в издательство «Высшая школа».

ЧАСТЬ I

ОРГАНИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ-ОБЪЕКТИВНОЕ ЯВЛЕНИЕ ПРИРОДЫ



* * *

С момента возникновения жизни органическая природа находится в непрерывном развитии. Процесс эволюции длится уже многие сотни миллионов лет, и его результатом является то разнообразие форм живого, которое во многом до конца еще не описано и не классифицировано. Формы живого являются и продуктом и объектом эволюции, т. е. представляют фактическую основу для изучения процесса эволюции любого масштаба. Поэтому, прежде чем перейти в следующих частях курса к изложению закономерностей протекания процесса эволюции, необходимо убедиться в самом факте эволюции живого на Земле, познакомиться с результатами эволюции — основными группами живых организмов и методами изучения эволюции.

В первой главе дается характеристика жизни как таковой, рассматриваются основные особенности и свойства живого, вводятся некоторые существенные общебиологические понятия, необходимые для дальнейшего понимания курса. Материал этой главы рассчитан на подготовку читателя к пониманию специфики субстрата эволюции — органической природы Земли.

Во второй главе показывается возможность объективного изучения эволюции разными методами, что важно для выработки представления об эволюции как о реальном процессе, непосредственным свидетелем которого не мог быть человек в прошлом. Изложение методов изучения эволюции тесно переплетается в этой главе с изложением доказательств протекания эволюционного процесса. В завершающей части третьей главы кратко характеризуются основные этапы эволюции жизни на Земле — от ее зарождения до возникновения современного многообразия форм живого. В целом настоящая часть служит как бы вводной к курсу эволюционного учения.

* * *

ГЛАВА 1

ОРГАНИЗАЦИЯ ЖИЗНИ

Для понимания закономерной эволюции органического мира на Земле необходимо иметь общие представления об объекте эволюции, основных свойствах живого. При этом необходимо, во-первых, охарактеризовать живые существа с точки зрения некоторых их общих особенностей, во-вторых, выделить основные уровни организации жизни.

Существенные черты живого

Всем живым существам свойственны такие свойства, как *обмен веществ, подвижность, раздражимость, рост, размножение, приспособляемость*. Эти свойства порознь могут встречаться и среди неживой природы и поэтому не могут рассматриваться как специфические для живого. Однако все вместе они никогда не характеризуют объекты неживой природы и по комплексу этих особенностей всегда можно отличить живое от неживого. Ниже мы рассмотрим две. существенные черты живого, определяющие саму возможность эволюции.

Дискретность — один из существенных признаков организации жизни на Земле. Живые тела в природе относительно обособлены друг от друга, всегда состоят из четко различимых биологических структур — особей, популяций, видов. Любая особь многоклеточного животного состоит из клеток, а любая клетка и одноклеточные существа — из определенных органелл. Органеллы состоят из дискретных, обычно высокомолекулярных, органических веществ, которые в свою очередь состоят из дискретных молекул, атомов, элементарных (тоже дискретных!) частиц.

Среди живых систем нет двух одинаковых особей, популяций и видов. Эта уникальность проявления дискретности живого основана на замечательном явлении *конвариантной редупликации*, видимо и являющейся самой специфической чертой живого.

Конвариантная редупликация («самовоспроизведение с изменением»), осуществляемая на основе матричного принципа,— это, видимо, единственное специфическое для жизни (в известной нам форме ее существования на Земле) свойство. В основе его лежит уникальная способность к самовоспроизведению основных управляющих систем (ДНК, хромосом и генов). Редупликация определяется матричным принципом синтеза макромолекул (рис. 1).

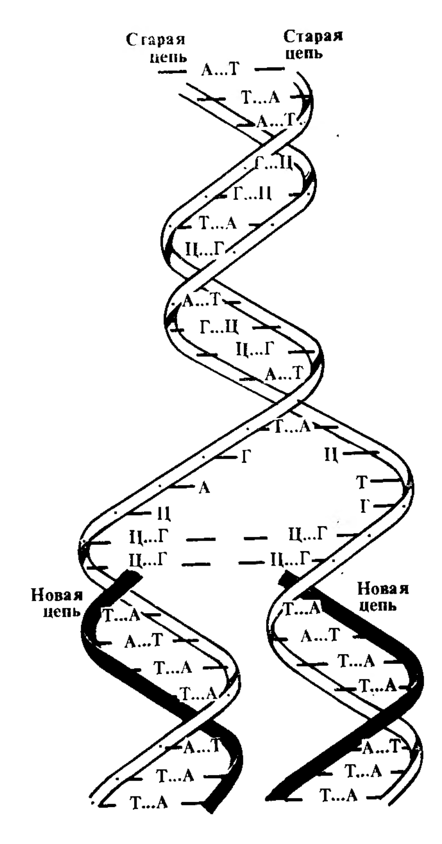


Рис. 1. Схема редупликации ДНК. Процесс связан с разделением пар оснований (Аденин — Тимин и Гуанин — Цитозин: А — Т, Г — Ц) и раскручиванием двух цепей исходной спирали. Каждая цепь используется как матрица для синтеза новой цепи (по Дж. Севейдж, 1969)

Именно благодаря способности к самовоспроизведению по матричному принципу молекулы ДНК смогли выполнить роль носителя наследственности исходных управляющих систем. Это свойство нуклеиновых кислот является важной предпосылкой эволюции жизни.

Исходные управляющие системы, молекулы ДНК — и примитивных дискретных живых частиц (вирусов, фагов, бактерий и сходных «доэукариотных» форм), и свободно размножающихся клеток-эукариот, и половых клеток многоклеточных организмов — обладают относительно высокой степенью стабильности. Это обеспечивает возможность *идентичного самовоспроизведения* (явление наследственности). Эволюционный процесс немыслим без наследственной передачи свойств в ряду поколений.

С другой стороны, при самовоспроизведении управляющих систем в живых организмах происходит не механическое повторение, а воспроизведение с внесением изменений. Неизбежность таких изменений вытекает из физико-химических свойств молекул ДНК. Любая достаточно сложная молекулярная и сверхмолекулярная структура, естественно, обладает ограниченной степенью стабильности. Время от времени она претерпевает структурные изменения в результате теплового движения атомов и молекул. Эти изменения, если они не ведут к летальному исходу, будут передаваться по наследству в результате самовоспроизведения по матричному принципу. Конвариантная редупликация и означает возможность передачи по наследству дискретных отклонений от исходного состояния, т. е. мутаций.

Размножение живых организмов принципиально отличается от процессов механического дробления неживых тел. Размножение у живых существ основано на конвариантной редупликации структур. В этом смысле и размножение может быть рассмотрено как уникальное свойство живых существ.

Рассмотрение основных свойств, отличающих живые существа от неживых, показывает, что только способность к самовоспроизведению (или, точнее, к конвариантной редупликации на основе матричного принципа) является единственным специфическим признаком жизни. Остановимся на рассмотрении вопроса об уровнях организации живой материи на Земле.

Основные уровни организации жизни

Проявления жизни на Земле чрезвычайно многообразны. С одной стороны, жизнь на Земле представлена ядерными и доядерными одно- и многоклеточными существами; многоклеточные в свою очередь представлены грибами, растениями и животными. Любое из этих царств объединяет разнообразные типы, классы, отряды, семейства, роды, виды, популяции и индивидуумы. С другой стороны, живое обладает молекулярной, клеточной, тканевой и иной структурностью. Наконец, всюду, где существует на Земле жизнь, она представлена не только отдельными индивидуумами определенного строения и определенной систематической группы, но всегда — сообществами разной сложности, включающими как индивидуумов одного вида, так и принадлежащих к разным видам.

Во всем, казалось бы, бесконечном многообразии живого можно выделить несколько основных *уровней организации*: молекулярно-генетический, онтогенетический, популяционно-видовой и биогеоценотический.

Молекулярно-генетический уровень. На этом уровне достигнута, видимо, наибольшая ясность в определении основных понятий, а также в выявлении элементарных структур и явлений. Развитие хромосомной теории наследственности, анализ мутационного процесса, изучение строения хромосом, фагов и вирусов вскрыли основные черты организации элементарных генетических структур и связанных с ними явлений. Известно, что основные структуры на этом уровне (коды наследственной информации, передаваемой от поколения к поколению) представляют собой нуклеопротеидные полимеры, дифференцированные по длине на элементы кода — гены. Гены представляют элементарные единицы на этом уровне организации жизни. Основными элементарными явлениями, связанными с генами, можно считать способность их к конвариантной редупликации, к локальным структурным изменениям (мутациям) и способность передавать хранящуюся в них информацию внутриклеточным управляющим системам.

Конвариантная редупликация (самовоспроизведение с изменениями) происходит по матричному принципу путем разрыва водородных связей двойной спирали ДНК с участием фермента ДНК — полимеразы (см. рис. 1). Затем каждая из нитей на своей поверхности строит себе подобную нить, после чего новые нити комплементарно соединяются между собой. Пиримидиновые и

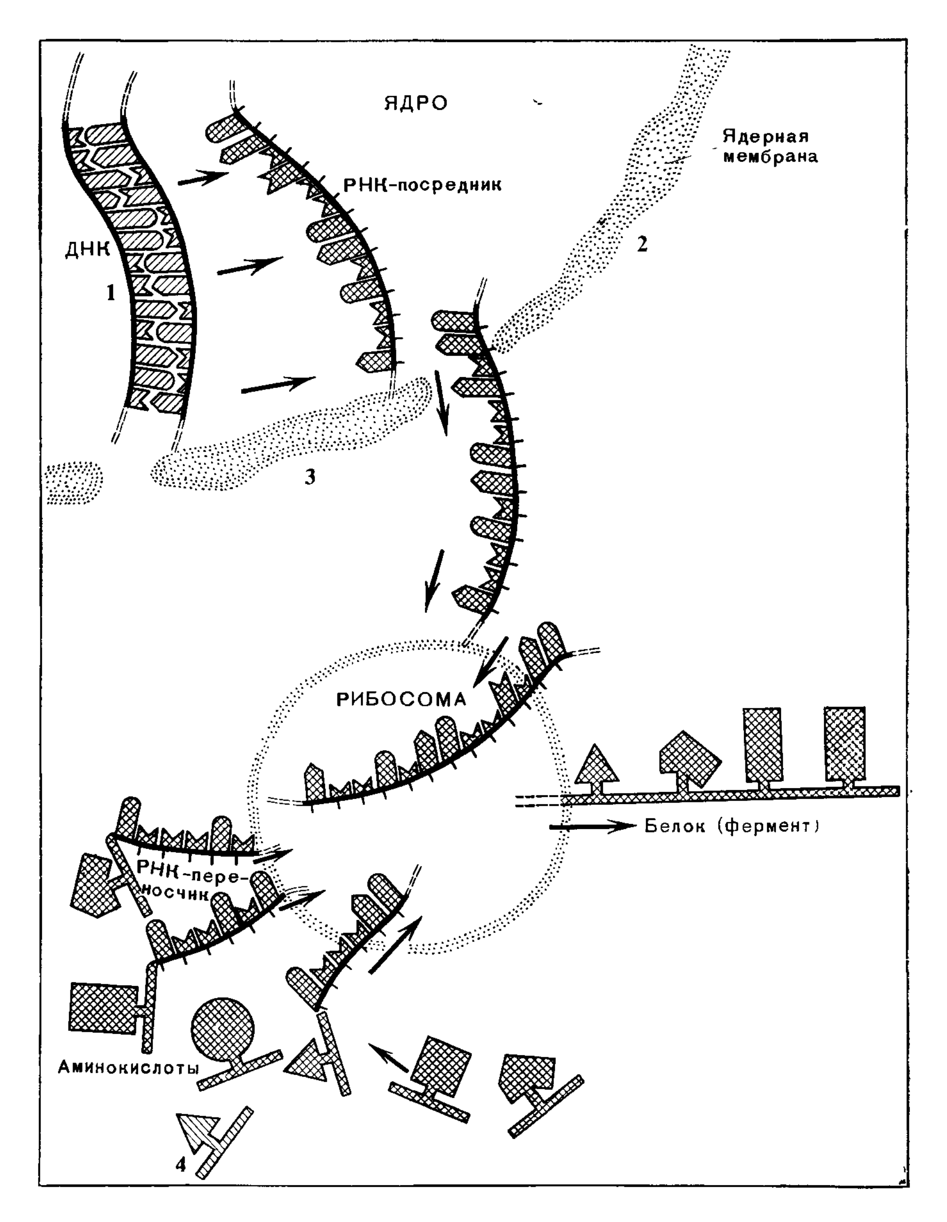


Рис. 2. Схема механизма передачи информации от ДНК на рибосомы (по К. Вилли, 1968):

1 — синтез информационной РНК в ядре из нуклеозидтрифосфатов (АТФ, ГТФ, ЦТФ, УТФ); *2* и *3* — информационная РНК проходит через поры ядерной мембраны к рибосоме; *4* — аминокислоты, соединяясь в определенной последовательности на информационной РНК, образуют тот или иной специфический фермент

пуриновые основания комплементарных нитей «сшиваются» между собой ДНК-полимеразой. Этот процесс осуществляется очень быстро. Так, на самосборку ДНК кишечной палочки (*Escherichia coli*), состоящей примерно из 400 пар нуклеотидов, требуется всего 100 секунд.

Генетическая информация переносится из ядра молекулами информационной РНК в рибосомы и там участвует в синтезе белка (рис. 2). Белок, содержащий тысячи аминокислот, в живой клетке синтезируется за 5—6 мин.

Основные управляющие системы, как при конвариантной редупликации, так и при внутриклеточной передаче информации, используют «матричный принцип», т. е. являются матрицами, рядом с которыми строятся соответствующие специфические макромолекулы. В настоящее время уже успешно дешифруется заложенный в структуре нуклеиновых кислот код, служащий матрицей при синтезе специфических белковых структур в клетках. Конвариантная редупликация, основанная на матричном копировании, делает возможным сохранение не только генетической нормы, но и отклонений от нее, т. е. мутаций (основа процесса эволюции). Достаточно точное знание молекулярно-генетического уровня является необходимой предпосылкой для ясного понимания жизненных явлений, происходящих на всех остальных уровнях организации жизни.

Онтогенетический уровень. Следующей, более комплексной ступенью организации жизни на Земле является онтогенетический уровень.

Прежде чем охарактеризовать явления, происходящие на этом уровне, надо определить понятие «особь». Жизнь всегда представлена в виде дискретных индивидуумов. Это в равной мере присуще микроорганизмам, растениям и животным, хотя в указанных царствах индивиды имеют различное морфологическое содержание. Так, одноклеточные состоят из ядра, цитоплазмы, множества органелл и мембран, макромолекул и т. д. Сложность индивидуума у многоклеточных во много раз выше, так как он образован из миллионов и миллиардов клеток. Но одноклеточная и многоклеточная особи обладают системной организацией и регуляцией и выступают как единое целое. Индивид (индивидуум, особь) — элементарная, неделимая единица жизни на Земле. Разделить особь на части без потери «индивидуальности» невозможно. Конечно, в ряде случаев вопрос об определении границ индивида, особи является не столь простым и самоочевидным. Например, не вполне ясно, можно ли считать особью отдельные организмы, составляющие колонии коралловых полипов, мшанок, сифонофор. Каждая из таких частей, хотя и существует в виде отдельного самостоятельного индивидуума, но зависит от других частей; между отдельными «особями» колонии существует разделение функций и взаимосвязь (рис. 3).

Не прост вопрос определения особи у таких комплексных организмов, как лишайники, являющиеся сложным симбиотическим

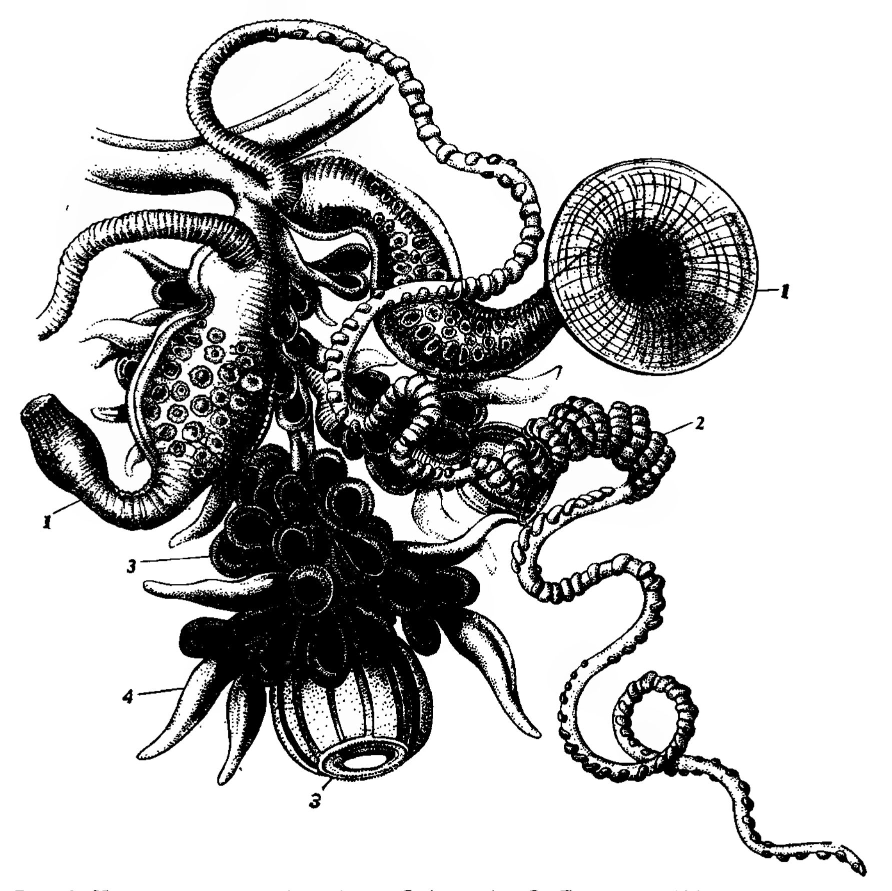


Рис. 3. Часть колонии сифонофоры *Salacia* (из Э. Геккеля, 1896).

Единая на первый взгляд особь образована множеством отдельных специализированных особей и представляет колонию. Развитие колонии начинается с одного индивидуума, который размножается почкованием; отдельные, отпочковывающиеся особи могут либо вести самостоятельную жизнь, либо стать специализированными частями материнской колонии. 1 — питающие, 2 — стрекающие; 3 — половые; 4 — чувствующие группы особей

сообществом водорослей, грибов и специфических микроорганизмов. Грибок *Septobasidium* в симбиозе с насекомым — червецом из сем. Coccidae — дает новое симбиотическое образование — лаки, которое как единый организм введено в культуру человеком. Вопрос о границах индивида у растений, способных к вегетативному размножению, или у животных, размножающихся фрагментацией (например, гидра) не менее сложен. Тополиная роща, выросшая из черенков с одного родительского дерева, генетически одно и то же существо (пока не произойдет какая-либо соматическая мутация, делающая одно из новых растений генетически отличным от остальных). Во многих подобных неопределенных ситуациях приходится придавать понятию «особь» так называемое

операциональное значение, указывая в каждом конкретном случае, к какой области биологии она относится. С эволюционной точки зрения *особью следует считать все морфофизиологические единицы, происходящие от одной зиготы или гаметы (споры, почки) и индивидуально подлежащие действию элементарных эволюционных факторов.*

Развитие особи от образования зародышевой клетки до смерти или прекращения существования в прежнем качестве (в случае деления одноклеточного организма) составляет содержание процесса *онтогенеза*. Другими словами, онтогенез — это особь на всех этапах ее существования, взятая как целое в процессе развития. Характеристика особи не может быть исчерпана рассмотрением физико-химических свойств макромолекул, входящих в его состав. Это позволяет выделить онтогенетический уровень как особый уровень организации жизни. На онтогенетическом уровне единицей жизни является особь — с момента ее возникновения до смерти. По существу, онтогенез есть процесс развертывания, реализации наследственной информации, закодированной в управляющих структурах зародышевой клетки. На онтогенетическом уровне происходит не только реализация наследственной информации, но и апробация ее, посредством проверки согласованности в реализации наследственных признаков и работы управляющих систем во времени и пространстве в пределах особи. Через оценку индивидуумов в процессе естественного отбора происходит дальнейшая проверка жизнеспособности данного генотипа.

Онтогенез возник после «обрастания», дополнения конвариантно редуплицирующихся структур новыми этапами развития. В ходе эволюции возникает и постепенно усложняется путь от генотипа к фенотипу, от гена до признака. Как будет показано далее, возникновение онтогенетических дифференцировок лежит в основе возникновения всех эволюционных новообразований в развитии всякой группы организмов. В целом ряде остроумных экспериментальных эмбриологических работ установлено много существенных частных закономерностей онтогенеза (см. гл. 15). Но все еще не создана общая теория онтогенеза и не показаны основные причины и факторы, определяющие строгую упорядоченность процессов онтогенетической дифференцировки. Мы до сих пор не знаем, почему в онтогенезе строго определенные процессы происходят в должное время и в должном месте. Пока можно лишь сказать, что элементарными структурами на онтогенетическом уровне организации жизни являются, видимо, клетки, а элементарными явлениями — какие-то процессы, связанные с дифференцировкой. В общей форме ясно также, что онтогенез совершается вследствие работы саморегулирующейся иерархической системы, определяющей согласованную реализацию наследственных свойств и работу управляющих систем в пределах особи. Особи в природе не абсолютно изолированы друг от друга, а объединены более высоким рангом биологической организации на популяционно-видовом уровне.

Популяционно-видовой уровень. Объединение особей в популяции, а популяций — в виды по степени генетического и экологического единства приводит к появлению новых свойств и особенностей в живой природе, отличных от свойств молекулярно-генетического и онтогенетического уровней.

К настоящему времени в основном изучены основные элементарные явления и факторы, лежащие в основе организации популяционно-видового уровня. Основной элементарной структурой на популяционно-видовом уровне является популяция (см. гл. 7), элементарным явлением — изменение генотипического состава популяции, а элементарным материалом — мутации. Выделены элементарные факторы, действующие на этом уровне: мутационный процесс, популяционные волны, изоляция и естественный отбор (см. гл. 7—9). Каждый из этих факторов может оказать то или иное «давление», т. е. степень количественного воздействия на популяцию, и в зависимости от этого вызывать изменения в генотипическом составе популяции.

На популяционно-видовом уровне особую роль приобретают процессы *панмиксии* (возможность свободного скрещивания) и отношения между особями внутри популяции и вида. При этом популяции выступают как элементарные, далее неразложимые эволюционные единицы, представляющие собой генетически открытые системы (особи из разных популяций иногда скрещиваются и популяции обмениваются генетической информацией). Виды же, всегда выступающие как система популяций, являются наименьшими, в природных условиях генетически закрытыми системами (скрещивание особей разных видов в природе в подавляющем большинстве случаев не ведет к появлению плодовитого потомства). Все это приводит к тому, что популяции оказываются элементарными единицами, а виды — качественными этапами процесса эволюции. В целом же на популяционно-видовом уровне реально осуществляется в чреде поколений внутри каждого вида процесс эволюции. Популяции и виды как надындивидуальные образования способны к существованию в течение длительного времени и к самостоятельному эволюционному развитию. Жизнь отдельной особи при этом находится в зависимости от процессов, протекающих в популяциях. Популяции и виды, несмотря на то, что они состоят из множества особей, целостны. Но их целостность имеет принципиально иное проявление, чем целостность на молекулярно-генетическом и онтогенетическом уровнях. Целостность популяций и видов связана с взаимодействием особей в популяциях и поддерживается обменом генетического материала в процессе полового размножения.

Популяционно-видовой уровень непосредственно связан с молекулярно-генетическим и онтогенетическим уровнями. Само существование популяционно-видового уровня определяется, с одной стороны, принципиальной общностью морфо-генетического строения особей популяции, с другой — возможностью их широкого наследственного разнообразия. И то и другое определяется осо-

бенностями молекулярно-генетического и онтогенетического уровней организации жизни, хотя несомненно, что популяционно-видовой уровень характеризуется новым качеством.

Популяции и виды всегда существуют в определенной среде, включающей как биотические, так и абиотические компоненты. Конкретной средой протекания процесса эволюции, идущего в отдельных популяциях, выступает биогеоценоз. В то же время биогеоценоз является элементарной единицей следующего уровня организации жизни на Земле.

Биогеоценотический уровень. Верхняя граница жизни в атмосфере достигает примерно 30 км, наибольшее количество организмов встречается на высоте до 100 м. В глубь же Земли (литосфера) основная масса существ сосредоточена в самом верхнем слое — до 10 м, хотя отдельные виды микроорганизмов встречаются в нефтеносных слоях на глубине до 3 км. В океане и морях (гидросфера) зона, богатая живыми организмами, занимает слой воды до 100—200 м, но некоторые организмы встречаются и на максимальной глубине — до 11 км. О масштабах деятельности живых организмов свидетельствует присутствие мощных биогенных пород, тысячеметровых толщ известняка, огромных залежей каменного угля и т. п. *Оболочка Земли, в формировании которой живые организмы играли и играют основную роль, называется биосферой.*

Популяции разных видов всегда образуют в биосфере Земли сложные сообщества. Такие сообщества в конкретных участках биосферы называются *биогеоценозами.* Биогеоценоз представляет собой комплекс, складывающийся из растительного сообщества (фитоценоза), населяющего его животного мира (зооценоза), микроорганизмов и соответствующего участка земной поверхности. Все компоненты биогеоценоза, включая и микроорганизмы, связаны между собой круговоротом веществ (рис. 4). Биогеоценозы — продукт совместного исторического развития видов, различающихся по систематическому положению; виды при этом приспосабливаются друг к другу. Первичной основой для сложения биогеоценозов являются растения и микроорганизмы, продуценты органического вещества (автотрофы). До заселения растениями и микроорганизмами определенного пространства биосферы не может быть и речи о заселении его животными. Растения и микроорганизмы представляют жизненную среду для животных — гетеротрофов. Впоследствии и животные играют важную роль в жизни и эволюции растений, участвуя в круговороте веществ, опылении, распространении плодов и т. д.

Биогеоценозы — среда для эволюции входящих в них популяций. Популяции разных видов в биогеоценозах воздействуют друг на друга по принципу прямой и обратной связи. В целом жизнь биогеоценоза регулируется в основном силами, действующими внутри самой системы, т. е. можно говорить о саморегуляции биогеоценоза. Автономность и саморегуляция биогеоценоза определяет его ключевое положение в биосфере нашей планеты как эле-

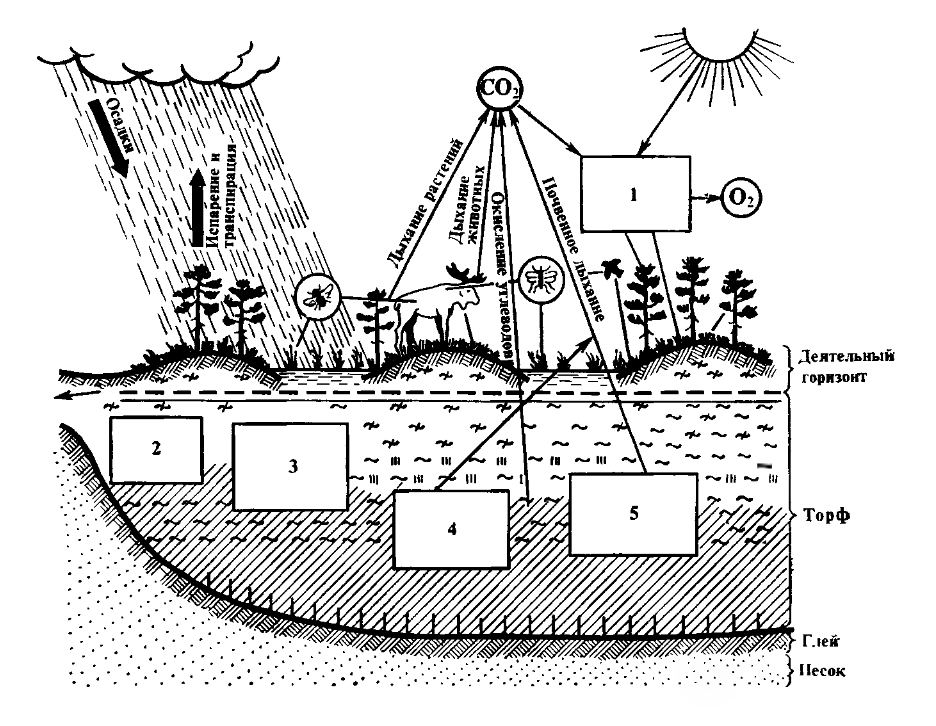


Рис. 4. Схема взаимоотношений компонентов в биогеоценозе (участок верхового болота) (по Н. И. Пьявченко, 1972):

1 — расход энергии (альбедо, транспирация, испарение, фотосинтез); *2* — подземная фитомасса, 5 т/га; *3* — неорганические вещества в метровом слое: азота 7,8 т/га; кальция 2,8 т/га; магния 0,6 т/га, фосфора 0,7 т/га, калия 0,8 т/га; *4* — в 1 г сухого торфа бактерий 4041 млн. экз., грибов 178 тыс. экз., актиномицетов 20 тыс. экз.; *5* — на 1 $м^2$ поверхности энхитреид 267 экз., коллембол 4619, акарин — 668, нематод — 238 экз.

ментарной единицы на биогеоценотическом (биосферном) уровне.

Биогеоценозы, образующие в совокупности биосферу нашей планеты, взаимосвязаны круговоротом вещества и энергии. В этом круговороте жизнь на Земле выступает как ведущий компонент биосферы (В. И. Вернадский, В. Н. Сукачев).

Биогеоценозы эволюцируют под влиянием изменения абиотических факторов или воздействия человека. Биогеоценоз — динамическое и устойчивое сообщество. Устойчивость его связана с количеством входящих в него компонентов; чем многообразнее биогеоценоз, тем он, как правило, устойчивее во времени и пространстве. Так, например, биогеоценозы, представленные тропическими лесами, весьма устойчивы, так как состоят из множества видов растений и животных. Биогеоценозы в зоне умеренного или арктического поясов менее устойчивы. Выпадение одного или нескольких компонентов биогеоценоза может привести к разрушению целостности биогеоценоза в круговороте веществ, что часто ведет

к необратимому нарушению равновесия и гибели биогеоценоза как системы.

Любой биогеоценоз выступает как целостное образование в круговороте веществ. Целостность биогеоценоза отличается от таковой низших уровней организации жизни молекул, онтогенеза, популяций и видов. Целостность биогеоценоза не связана с самовоспроизведением или скрещиванием составляющих его компонентов. Эта целостность вытекает из положения биогеоценоза как основной биохорологической (от греч. «хорос»—пространство) единицы биосферы Земли, единицы биогеохимической работы биосферы. Биогеоценоз представляет собой незамкнутую систему, имеющую энергетические «входы» и «выходы», связывающие соседние биогеоценозы. Обмен веществ между соседними биогеоценозами может осуществляться в газообразной, жидкой и твердой фазах, а также в форме *«живого вещества»* (миграции животных).

Мы рассмотрели четыре основные уровня организации жизни на Земле. Часто в связи со специальными целями выделяются и иные, более частные уровни (клеточный, органный и т. п.). Однако лишь четыре уровня являются основными в организации жизни на Земле.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основной и единственной специфической чертой живого является его способность к самовоспроизведению на основе матричного принципа. В основе жизни лежит конвариантная редупликация основных управляющих систем — кодов наследственной информации. Такие существенные свойства живого, как обмен веществ, подвижность, раздражимость, рост, размножение, приспособляемость, дискретность, могут достаточно полно характеризовать жизнь только в совокупности.

Все существующие формы жизни на Земле можно разделить на четыре структурных уровня: молекулярно-генетический, онтогенетический, популяционно-видовой, биогеоценотический. Каждый последующий уровень организации жизни включает предыдущие. Но каждый высший уровень организации не может быть сведен к низшим уровням, так как имеет свои специфические закономерности.

Как бы сложны и многообразны ни были формы проявления жизни на Земле, они связаны между собой через круговорот вещества и энергии. Биосфера Земли едина. Эволюция живых существ протекает в биогеоценозах, которые связаны друг с другом в биосфере. В процессе эволюции могут изменяться и сами биогеоценозы, и вся биосфера в целом. Но этот процесс собственно биологической эволюции протекает на популяционно-видовом уровне. При этом популяции выступают как элементарные единицы эволюционного процесса, а виды — как качественные этапы этого процесса. Эволюция жизни не смогла бы осуществиться, если

бы в основе организации жизни не лежала способность живого к самовоспроизведению с изменениями, вытекающая из основных характеристик живого.

Процесс эволюции не смог бы осуществиться, если бы не возник онтогенез как процесс развертывания наследственной информации в процессе развития особи; наконец, эволюция не смогла бы осуществиться, если бы в результате реализации части потенциальной плодовитости не возникало давление жизни и не включались бы факторы, действующие на популяционно-видовом уровне. Так при эволюционном подходе проявляется тесная связь и взаимообусловленность всех уровней организации жизни.

ГЛАВА 2 ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ЭВОЛЮЦИИ И МЕТОДЫ ЕЕ ИЗУЧЕНИЯ

Эволюция как грандиозный процесс исторического развития органического мира Земли подтверждается множеством фактов из всех областей биологии. До внедрения эволюционного мышления в биологию в середине XIX в. известны были лишь разрозненные свидетельства эволюционного процесса. Фактический материал, собранный в палеонтологии, биогеографии, сравнительной анатомии, эмбриологии и систематике, был «поставлен на службу» эволюционному учению лишь после вскрытия Ч. Дарвином механизма эволюционного процесса. Систематизация доказательств эволюции в значительной степени помогла перейти от эволюционных взглядов к созданию эволюционной теории. Этот материал сегодня можно назвать «классическим» в области доказательств и методов изучения эволюционного процесса крупного масштаба. Сегодня к классическим методам исследования относятся многочисленные данные генетики, биохимии, физиологии, молекулярной биологии и всех других разделов биологии, развившихся в XX в.

Важно отметить, что с самых первых этапов развития современного эволюционизма в середине XIX в. естественно-исторические факты, используемые для доказательства эволюции, одновременно позволяли более глубоко понять особенности протекания эволюционного процесса в прошлом. *Доказательства* эволюции тесно переплетаются с *методами* изучения эволюционного процесса.

Рассмотрим главнейшие из доказательств эволюционного процесса, представляемых биологическими дисциплинами в последовательности, отражающей проникновение эволюционных идей в эти дисциплины: сначала палеонтологические, биогеографические, морфологические, эмбриологические и систематические, а затем данные генетики, биохимии, молекулярной биологии и физиологии.

Данные палеонтологии

Смена фаун и флор в последовательных геологических эпохах издавна наводила ученых на мысль о возможном происхождении более молодых групп от более древних: земноводных — от рыб, пресмыкающихся — от земноводных, млекопитающих — от пресмыкающихся и т. д.

В последние десятилетия в изучении ископаемых остатков достигнуты большие успехи. Методы растворения окружающей породы позволяют восстанавливать даже очень тонкое строение вымерших микроскопических организмов. Применение современных палеомагнитных, палеохимических, радиоавтографических и других методов исследования позволяет выяснить такие особенности прошлых климатов и условий существования, как, например, соленость того или иного участка океана, температура воды, с точностью датировать изучаемые остатки. Проведение все более широких геологических и палеонтологических исследований дает исследователям все возрастающее число ископаемых форм. Все это существенно уменьшает «неполноту геологической летописи», хотя конечно, не ликвидирует ее полностью.

Палеонтологические доказательства эволюции являются едва ли не самыми убедительными документами протекания эволюционного процесса крупного масштаба. Рассмотрим более подробно главнейшие палеонтологические доказательства эволюции: ископаемые промежуточные формы, филогенетические ряды и последовательность ископаемых форм.

Ископаемые переходные формы. *Переходные формы в палеонтологии — формы организмов, сочетающие признаки более древних и более молодых групп.* Поиски и детальные описания таких форм являются важными методами восстановления филогенеза отдельных групп.

Ярким представителем переходных форм является ископаемая кистеперая рыба *Eusthenopteron* (рис. 5, *А*), позволяющая связать рыб с наземными позвоночными. Наиболее древние наземные позвоночные из группы стегоцефалов также сохраняют некоторые рыбообразные черты.

Переходными формами от рептилий к птицам являются юрские первоптицы (Археоптерикс, рис. 5, *Б*) с длинным, как у рептилии, хвостом, несросшимися позвонками и брюшными ребрами, развитыми зубами. Но это были уже настоящие птицы: тело покрыто хорошо развитыми перьями, передние конечности превращены в типичные крылья. Последний из рассматриваемых в этой связи примеров — звероподобная рептилия *Lycaenops* из группы терапсидных (рис. 5, *В*). Развитие большой зубной кости (os dentale), вторичного костного неба, типичная для млекопитающих дифференцировка зубов на клыки, резцы и зарезцовые зубы, как и многие другие черты, делали общий облик этого животного чрезвычайно похожим на хищных млекопитающих. Но по ряду основных черт строения и образу жизни это были настоящие рептилии.

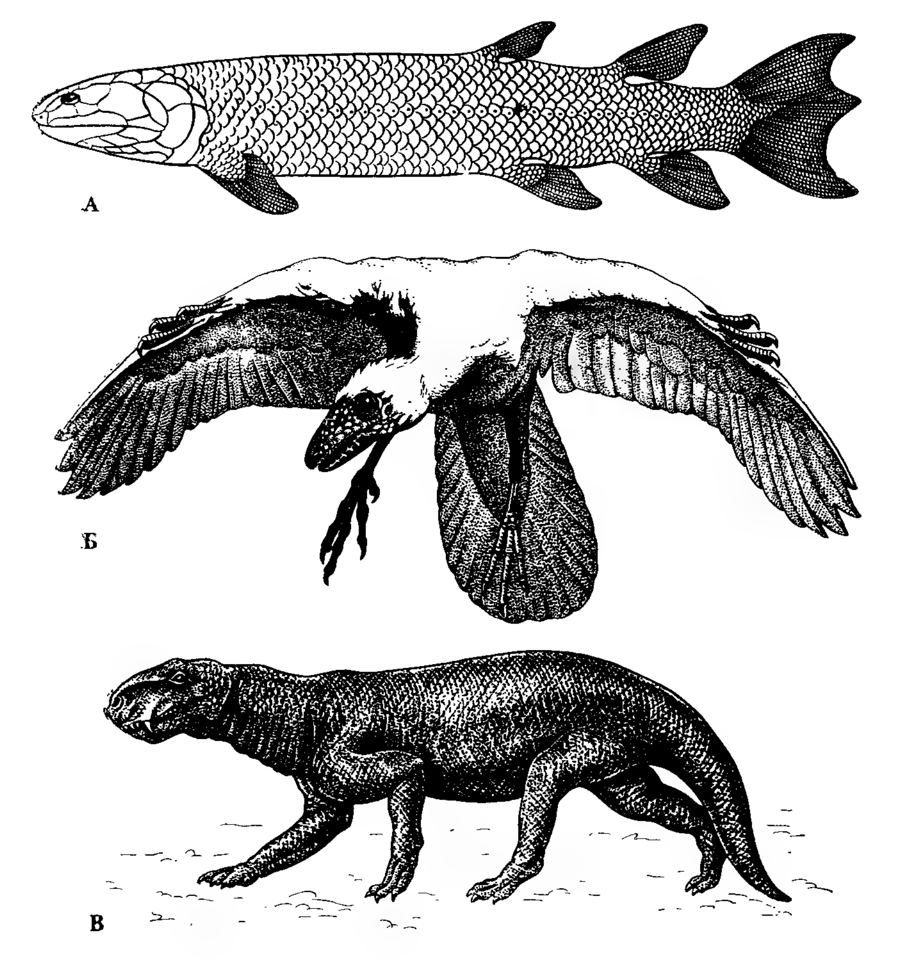


Рис. 5. Примеры ископаемых переходных форм. *А* — девонская кистеперая рыба *Eusthenopteron* (переходная форма от рыб к наземным позвоночным); *Б* — юрская первоптица *Archaeopterix* (переходная форма от рептилий к птицам); *В* — звероподобная рептилия *Lycaenops* из группы терапсид (переходная форма от рептилий к млекопитающим) (по И. И. Шмальгаузену, 1969; Р. Питерсону, 1973; А. Ромеру, 1968)

В литературе описаны и многие другие ископаемые переходные формы не только крупных (типов, отрядов, классов), но и более мелких (отряды, семейства) групп животного и растительного мира. Изучение переходных форм — важный метод изучения эволюционного процесса.

Филогенетические ряды. *Филогенетический ряд — ряд ископаемых форм, последовательно связанных друг с другом в процессе эволюции.* По числу найденных промежуточных звеньев такой ряд форм может быть более или менее подробным, но во всех случаях

это должен быть именно *ряд* форм, близких не только основными, но и частными деталями строения и несомненно генеалогически связанных друг с другом в процессе эволюции.

Такие ряды ископаемых предков особенно интересно анализировать с эволюционной точки зрения в отношении современных форм: доступность для глубокого анализа заключительного, современного нам звена цепи позволяет глубже понять особенности развития всего эволюционного ряда. К настоящему времени известно довольно много филогенетических рядов. Рассмотрим в качестве примеров филогенетического ряда лошадей, носорогов и слонов. Анализ эволюционного ряда лошадей (рис. 6) начат еще в выдающихся исследованиях основателя эволюционной палеонтологии — В. О. Ковалевского (1842—1883).

На примере анализа ствола лошадиных видна постепенность процесса эволюции, как сменяющие друг друга ископаемые формы приобретали все большее сходство с современными. При сравнении эоценового Эогиппуса с современной лощадью, трудно убедительно доказать их филогенетическую связь. Наличие многих последовательно сменяющих друг друга форм на обширных пространствах ряда континентов (эволюция лошадей происходила в основном в Северной Америке и Евразии, хотя некоторые формы проникли и в Южную Америку) позволило построить филогенетический ряд с высокой степенью достоверности. На этом же примере видно, что, строго говоря, речь идет не просто о ряде форм, а о более сложных пространственно-временных отношениях групп. Развитие таких, сменяющих друг друга пучков, или вееров, форм, чрезвычайно характерно для отдельных стволов любых групп в процессе эволюции.

Последовательность ископаемых форм. Филогенетические ряды конструируются на основании анализа отдельных разрозненных находок, относящихся к разным территориям. При этом всегда остается вероятным, что какие-то формы, жившие в прошлом, выпадают из-за отсутствия достаточно представительного материала. Однако современная палеонтология дает еще одно неопровержимое документальное свидетельство эволюционных процессов, протекавших в отдельных группах.

При определенных благоприятных условиях сохраняются в ископаемом состоянии в одном и том же месте все вымершие формы группы. При послойном анализе таких отложений можно получить истинную последовательность возникновения и изменения форм в эволюции. На рис. 7 приведены сводные данные по анализу нескольких таких отложений, найденных в одном месте и отражающих ход эволюции на протяжении нескольких миллионов лет. Как видно, форма и размеры раковины, особенности скульптуры поверхности резко меняются в отдельных рядах.

При анализе последовательности ископаемых форм возникает возможность определить реальную скорость протекания эволюционного процесса (подробнее см. гл. 13—14). По поводу рядов ископаемых моллюсков И. И. Шмальгаузен (1898—1963) писал:

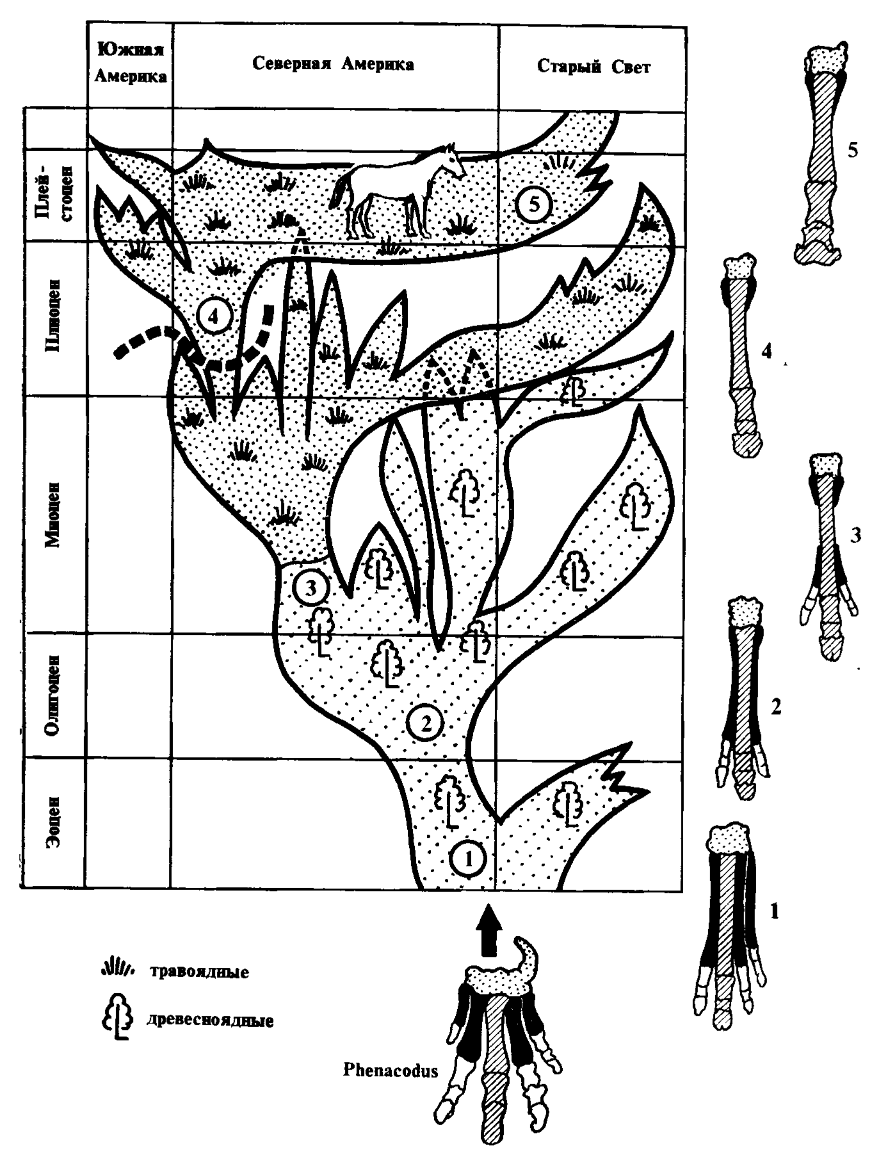


Рис. 6. Эволюционное древо семейства лошадиных (Equidae) (по Дж. Симпсону, упрощено). Видна постепенная смена древесноядных форм травоядными и сокращение числа пальцев от пяти до одного:
1 — Eohippus; 2 — Miohippus; 3 — Parahippus; 4 — Pliohippus; 5 — Equus

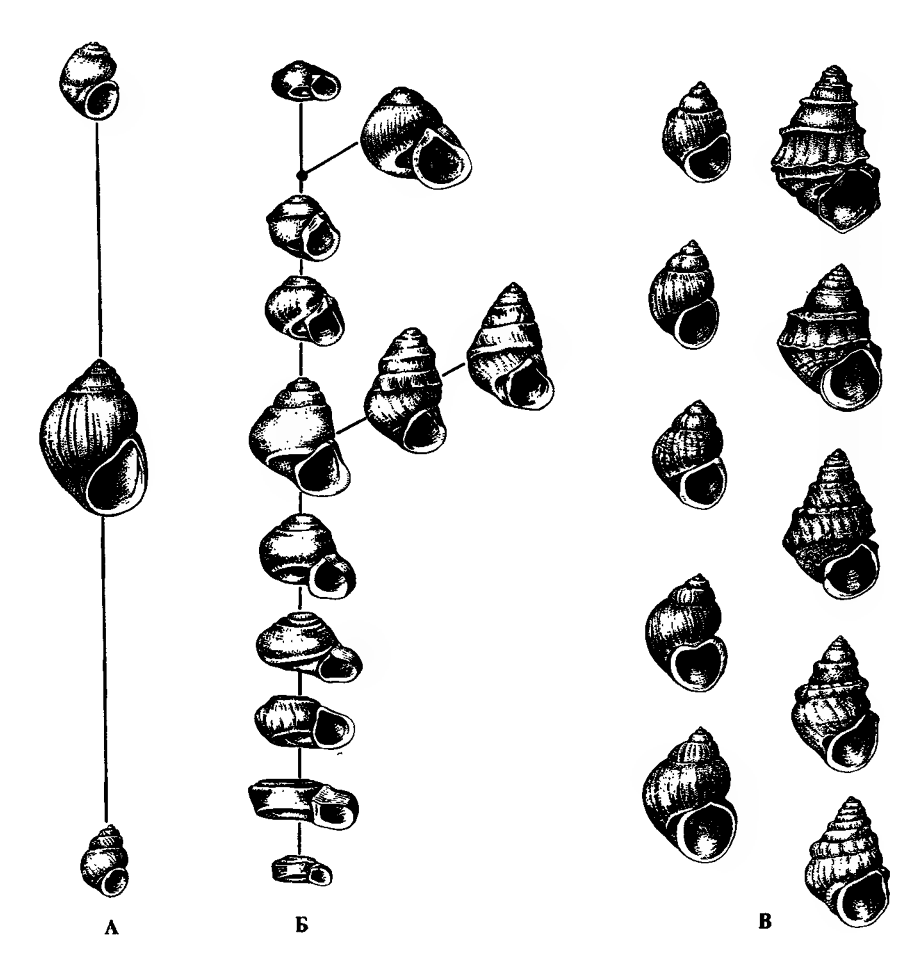


Рис. 7. Последовательность ископаемых форм трех родов верхнеплиоценовых моллюсков Европы (по И. И. Шмальгаузену, 1969 и др.). *А — Amnicola*; *Б — Gyraulus*; *В — Viviparus*

«Вряд ли возможны еще более объективные доказательства существования эволюции» [1].

Как бы ни были убедительны палеонтологические доказательства эволюции, они одни без изучения современных форм не могут дать достаточно полной общей картины процесса эволюции конкретной группы. Этому препятствуют сохранение в ископаемом состоянии остатков лишь очень незначительного числа особей исчезнувших видов, и получение данных лишь по некоторым, очень ограниченным в числе органам и структурам, и, наконец, принци-

[1] Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л., «Наука», 1969, с. 74.

пиальные трудности исследования факторов эволюции на ископаемом материале. Все эти трудности снимаются при изучении современных форм организмов.

Данные биогеографии

Географическое распределение животных и растений по Земле может быть объяснено только с эволюционных позиций. Чем дольше и более изолированы в процессе эволюции были отдельные участки биосферы, тем глубже различия в их животном и растительном мире. Эти различия возникают на основе развития комплекса предковых видов в условиях постоянной географической изоляции. Вне эволюционного подхода понять особенности распределения флор и фаун на Земле невозможно, и следовательно, биогеография дает убедительные доказательства процесса эволюции.

Рассмотрим последовательно, начиная с биогеографических явлений крупного масштаба, основные группы фактов, доказывающих эволюцию и вскрывающих те или иные особенности эволюционного процесса разного масштаба. Но перед этим остановимся на характеристике основных биогеографических областей Земли.

Биогеографические области. Еще в начале XIX в. была обоснована связь географического распределения организмов с климатическими, почвенными и другими особенностями условий существования.

По различию или сходству в географическом распространении таксономических групп высокого ранга выделяют высшие биогеографические подразделения биосферы Земли — области и царства. Так, например, подкласс однопроходных млекопитающих и отряд казуаров характеризует фауну Австралии. Отряды ленивцев, броненосцев, гоационов и колибри характерны для фауны Южной Америки. Для флоры Неотропики характерны такие семейства растений, как Кактусовые, Бромелиевые, Канновые и др. Разделение Земли на основные фаунистические и флористические области показано на рис. 8. Различия в способах расселения животных и растений и большая зависимость растений от физико-географических условий среды определяют степень разделения на флористические и фаунистические области.

Своеобразие животного и растительного населения каждой из биогеографических областей объясняется историей физико-географической оболочки Земли, геологической историей морей и континентов. Очертания и связи континентов в истории Земли многократно менялись. На рис. 9 показаны общие очертания материков и их связи между собой в основные периоды развития Земли за последние 70 млн. лет. Длительная и глубокая изоляция одних массивов суши обеспечивала возникновение своеобразной и отличной от соседних территорий фауны и флоры. Возникавшие затем

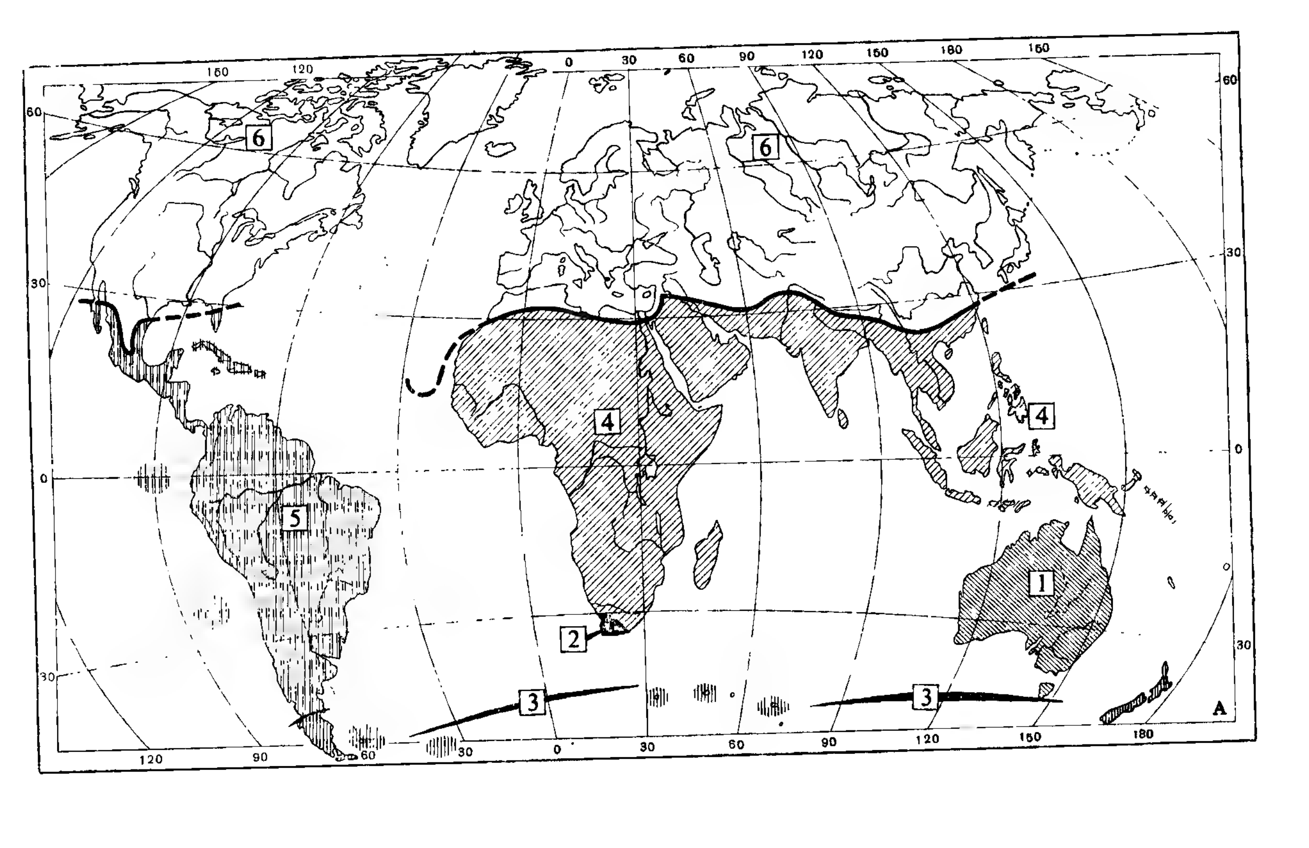
связи между материками определяли взаимопроникновение элементов соседних фаунистических или флористических комплексов.

Особенности распространения близких форм. Выше шла речь о населениях огромных территорий и об изменении органического мира на протяжении многих десятков и сотен миллионов лет. Биогеография дает в руки исследователей методы, позволяющие проанализировать общий ход эволюционного процесса в отдельно взятой группе организмов, причем выраженную в меньших масштабах.

В некоторых реках Англии и Ирландии в настоящее время встречаются три вида пресноводных сигов рода *Coregonus* (рис. 10). Места их теперешнего местообитания показаны на карте точками. В сравнительно недавнем прошлом вся Северо-Западная Европа была несколько приподнята над уровнем океана (по сравнению с современным положением). На месте Ирландского моря тогда должна была располагаться большая долина с огромным пресным водоемом, образованным стекающими в эту долину реками. В этом-то водоеме и жил исходный прародительский вид современных сигов. Из-за проникновения морской воды в центральный водоем отдельные питающие его реки были изолированы друг от друга. На протяжении последующей самостоятельной эволюции группы изолированных сигов превратились в три разных вида. Этот пример показывает, как с помощью зоогеографических данных можно не только восстановить возможный ход эволюционного процесса, но и получить данные о темпах эволюции.

Островные формы. Фауна и флора островов оказывается тем более своеобразной, чем глубже и дольше эти острова были изолированы от основной суши. Поэтому важным зоогеографическим методом изучения эволюции служит анализ флоры и фауны островов. Последние на острове, в недавнем прошлом составлявшем одно целое с ближайшим материком, весьма сходны с материковыми. Так, например, сравнительно недавно потерявшие связь с материком Британские острова имеют фауну с весьма небольшим числом *автохтонных* (возникших именно здесь) видов. К последним относятся куропатка-граус (*Lagopus scoticus*), два вида полевок, несколько уже упоминавшихся пресноводных сигов, ряд улиток и некоторое число видов мелких насекомых. С другой стороны, давно обособившийся (десятки миллионов лет) от африканского материка остров Мадагаскар имеет фауну настолько своеобразную, что выделяется в особую зоогеографическую подобласть: из 36 родов млекопитающих 32 рода — эндемичны; из 127 родов птиц эндемична почти половина.

Детальный анализ островной фауны позволяет восстановить пути эволюции группы близких видов. Со времени Ч. Дарвина классическим примером такого рода считается эволюция галапагосских вьюрков (Fringillidae). В далеком прошлом на Галапагосский архипелаг, отстоящий почти на 1000 км от Южной Америки, попала исходная форма вьюрков и быстро расселилась по островам. На каждом из островов произошла значительная диф-


1
2
3
3
4
4
5
6
6
A

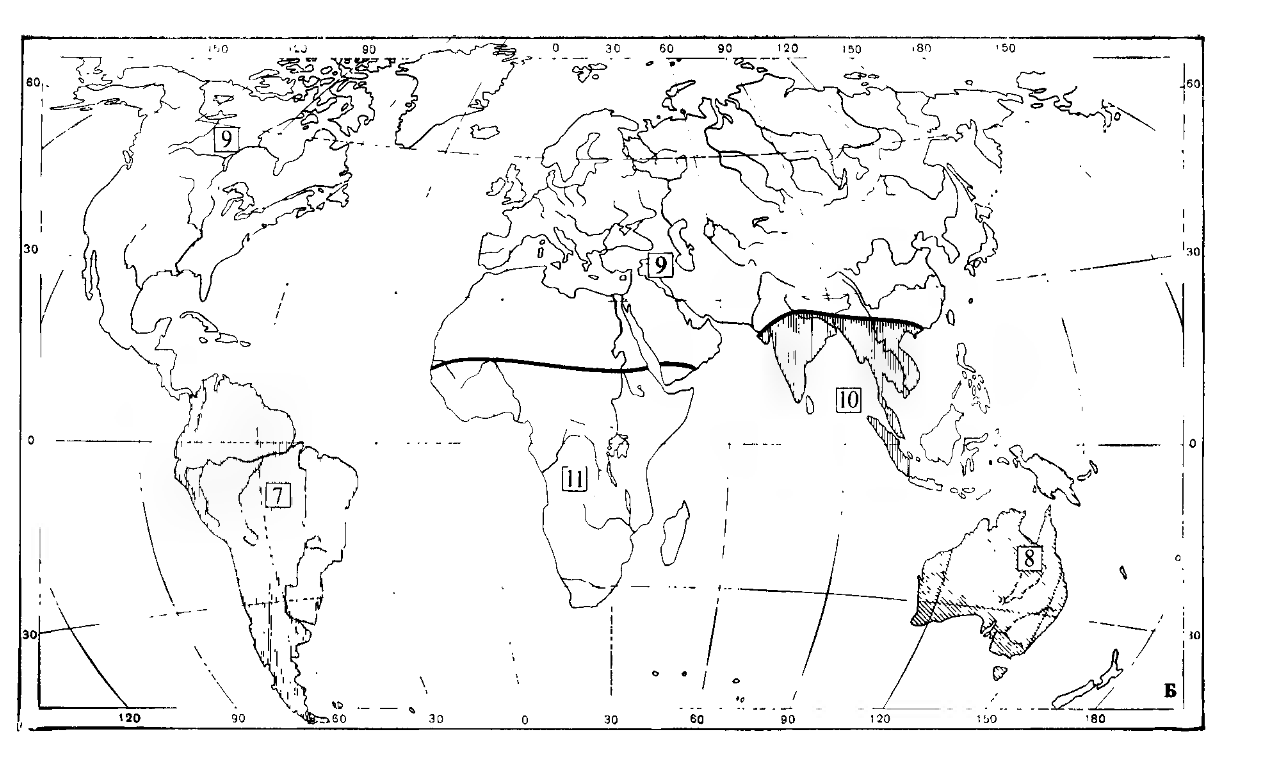


Рис. 8. Основные фаунистические и флористические области на поверхности Земли.

А — Флористические подразделения: *1* — Австралийское царство; *2* — Капское царство; *3* — Антарктическое царство; *4* — Палеотропика; *5* — Неотропика; *6* — Голарктика; *Б — Фаунистические подразделения:* *7* — Неотропика; *8* — Австралийская область; *9* — Голарктика; *10* — Индо-Малайская область; *11* — Эфиопская область

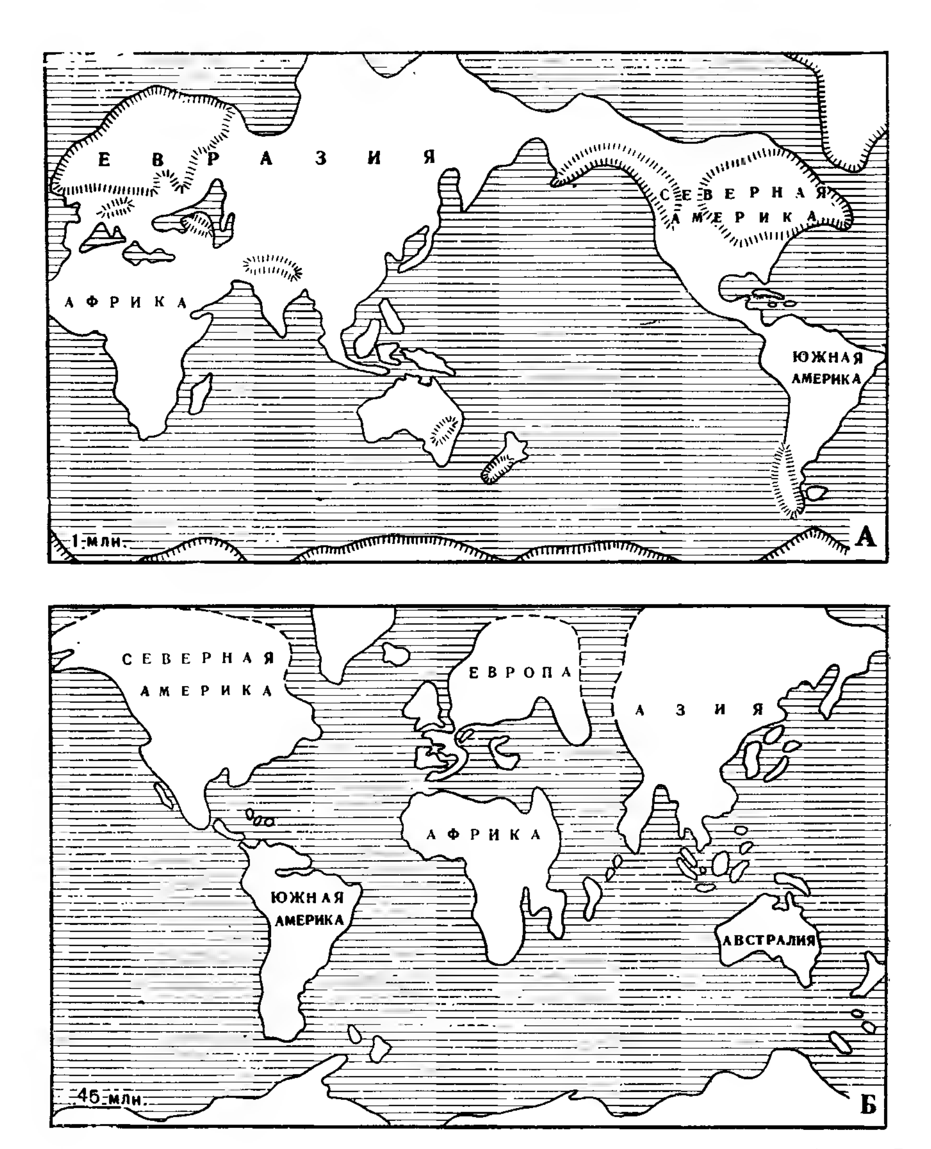
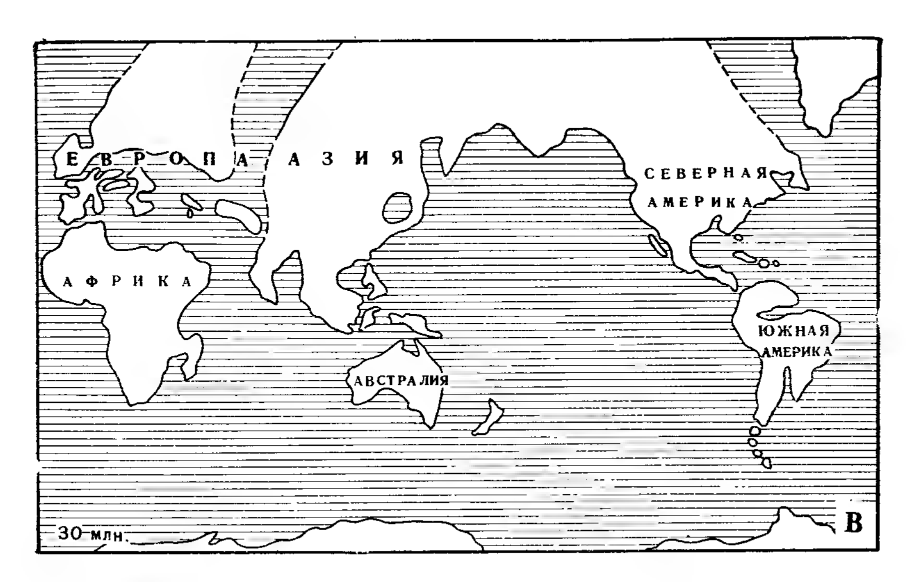
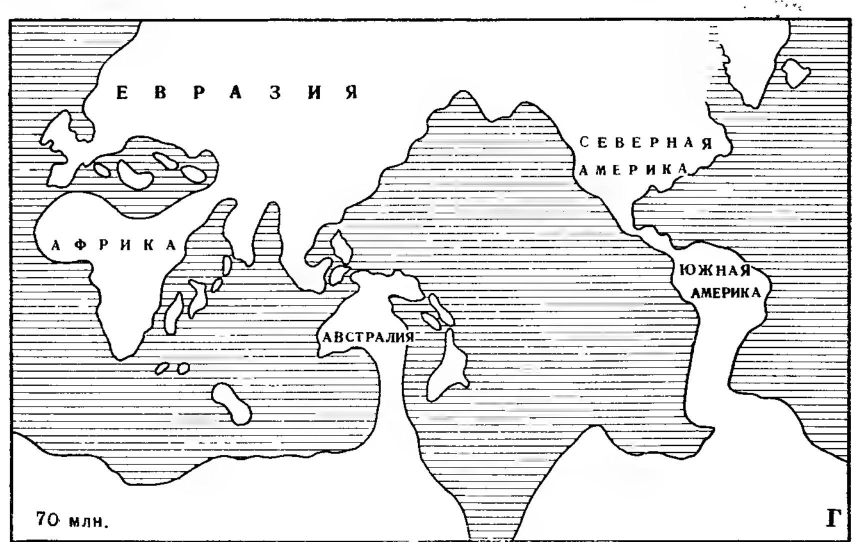


Рис. 9. Предполагаемые очертания основных массивов суши 1(*А*), 30(*B*).





45(*Б*) и 70 (*Г*) млн. лет назад (по Н. А. Бобринскому, 1927)

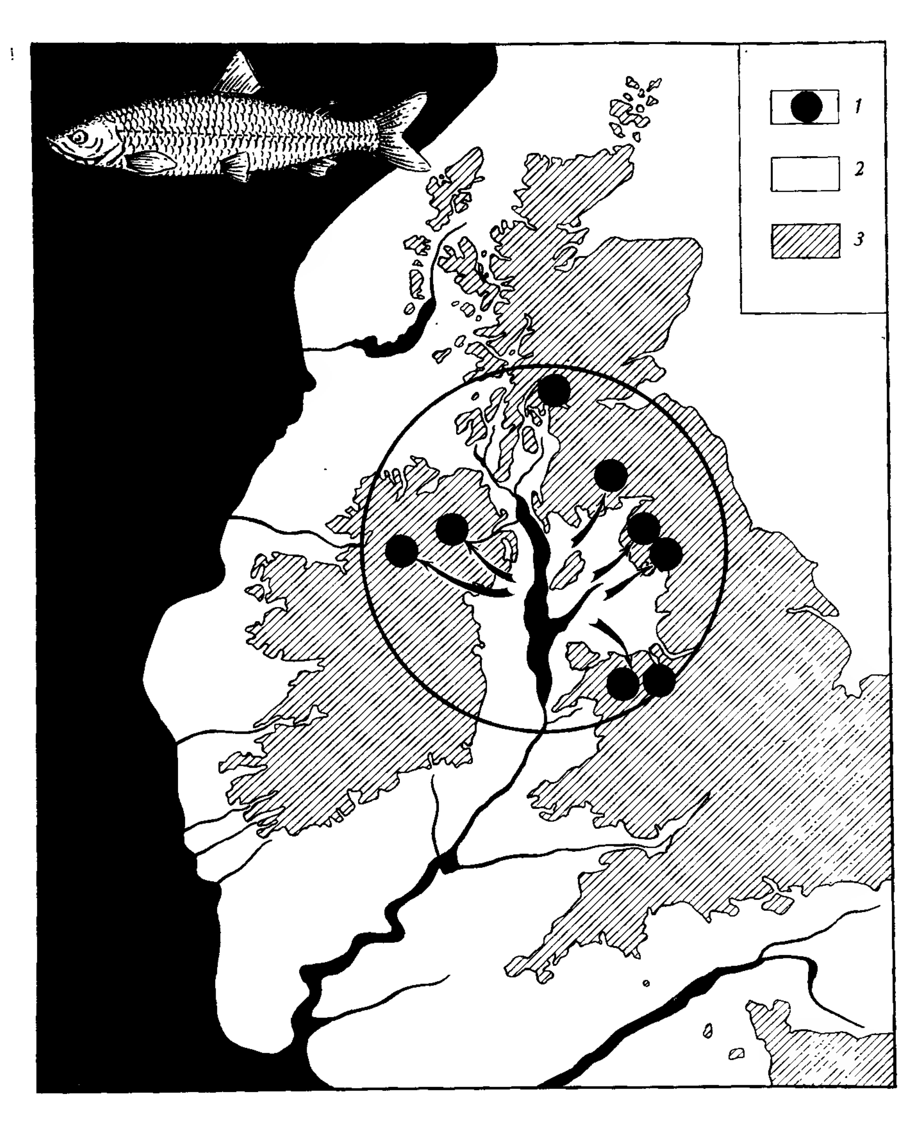


Рис. 10. Современное распространение пресноводных сигов рода *Coregonus* на Британских островах (*1*), бывшая территория суши (*2*) и территория современной суши (*3*) (из Н. А. Бобринского, Л. А. Зенкевича, Я. А. Бирштейна, 1946)

ференцировка на виды. Сейчас среди вьюрков здесь встречаются формы, приспособленные к питанию твердыми семенами, насекомыми и т. д. Этот пример не единичен (рис. 11).

В понятие «островных форм» должны быть включены и обитатели глубоких пещер, изолированных гор и водоемов. В пещерной фауне встречаются формы, появление которых хорошо объяснимо недавней эволюцией от родственных форм, живущих в окрестностях пещер. Так, например, ближайшие родичи обитающей в знаменитой Мамонтовой пещере в штате Кентукки (Северная Америка) слепой рыбы *Amblyopsis speleus* — обычные обитатели водоемов этого района. С другой же стороны, пещерные обитатели могут иметь близкородственные формы чрезвычайно далеко (что косвенно указывает на исключительную древность вселения в пещеры). Так, например, ближайшими родственниками слепого протея (*Proteus anquineus*) из Адельсбергского грота в Каринтии (Балканы) являются амфибии из рода *Necturus,* обитающие в Северной Америке.

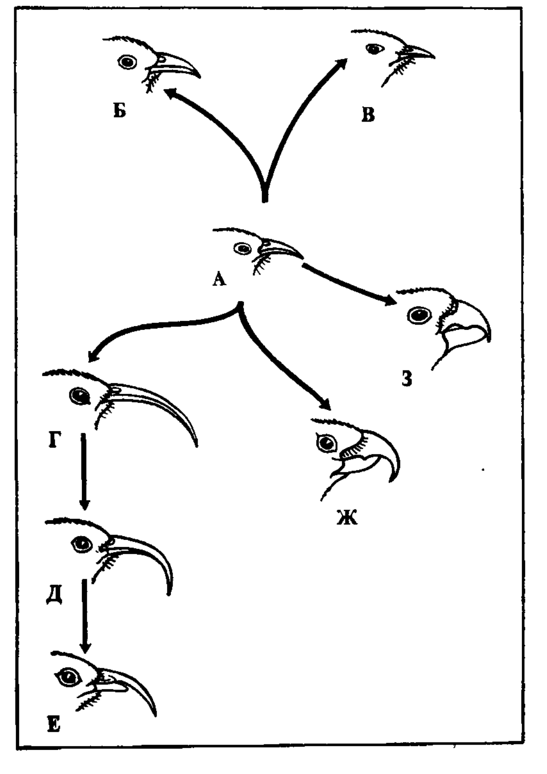


Рис. 11. Схема эволюции гавайских цветочниц (Drepanidae). *А* — предковая неспециализированная форма; *Б — З* — возникшие специализированные формы (из Э. Додсона, 1960).

Все 22 известных вида цветочниц возникли на разных островах примерно за 5 млн. лет от общей предковой формы в связи с приспособлением к питанию разными кормами — насекомыми, схватываемыми на поверхности коры, в складках листьев, в глубоких щелях; личинками жуков, обитающими внутри древесины, а также нектаром растений

Сходное положение складывается при обитании организмов в изолированных горных районах. Склоны рек Килиманджаро и Кении (Африка), разделенные всего тремястами километрами плоскогорья, имеют сходное население. 18 видам горно-лесных млекопитающих (обезьян, белок, даманов и др.) со склонов горы Кения соответствует 18 близкородственных, но все же иных видов со склонов Килиманджаро.

Во всех случаях развития островных фаун и флор проявляется действие пространственной изоляции как эволюционного фактора

(см. гл. 9). Много примеров анализа начальных стадий эволюции островных населений можно собрать и в наше время. При изменении биосферы человеком возникают новые водные бассейны, изолирующие ранее единые территории, появляются новые искусственные моря с островами разной величины и степени изоляции от окружающих материковых берегов. Все эти и подобные ситуации могут стать настоящей экспериментальной лабораторией в природе при изучении протекания начальных процессов эволюции.

Прерывистое распространение. Убедительными эволюционными «документами» служат факты так называемого *прерывистого распространения организмов*. В истории нашей планеты чрезвычайно обычными были случаи, когда организмы, населявшие большие территории, исчезали на большей части прежнего ареала не приспособившись к темпам изменения среды. Такие виды сохранялись лишь в некоторых ограниченных участках, имеющих условия, близкие к прежним. Примером такого рода для Европы является так называемая Альпийская фауна — комплекс видов, широко распространенный во время ледниковых периодов. Сейчас эти виды населяют лишь отдельные высокогорные участки Альп, Пиренеев и более низменные районы Северной Европы. Другой пример — обыкновенный ландыш (*Convallaria majalis*), широко распространенный по лесной зоне Европы.

В лесах Кавказа обитает очень близкий вид *C. transcaucasica*, на Дальнем Востоке — *C. Keiskei*. Совершенно ясно, что прежде ландыш был широко распространен по всем лесным умеренным районам Северной Евразии, но во время наступлений ледника сплошной ареал был разорван; ландыши сохранились лишь в немногих более теплых местообитаниях (Маньчжурия, Закавказье, Средиземноморье). После отступления ледника отдельные части прежде единого вида стали развиваться самостоятельно.

В Средиземноморье, на Кавказе и на территории Дальнего Востока во времена последних оледенений сохранялись теплолюбивые формы, вымершие на больших пространствах Евразии. Изучение таких биогеографических ситуаций позволяет познать особенности развития органического мира больших пространств и мелких участков.

Реликты. О флоре и фауне далекого прошлого Земли свидетельствуют не только палеонтологические материалы, но и так называемые *реликтовые формы. Реликты — отдельные виды или небольшие группы видов с комплексом признаков, характерных для давно вымерших групп прошлых эпох.* Среди животных одной из наиболее ярких реликтовых форм является, несомненно, гаттерия (*Sphenodon punctatum*) — единственный представитель целого подкласса рептилий. В ней отражены черты рептилий, живших на Земле десятки миллионов лет назад — в мезозое (рис. 12, *A*). Гаттерия живет в глубоких норах на островах залива Пленти (Новая Зеландия). Другой известный реликт — кистеперая рыба латимерия, сохранившаяся малоизмененной с девона в глубоко-

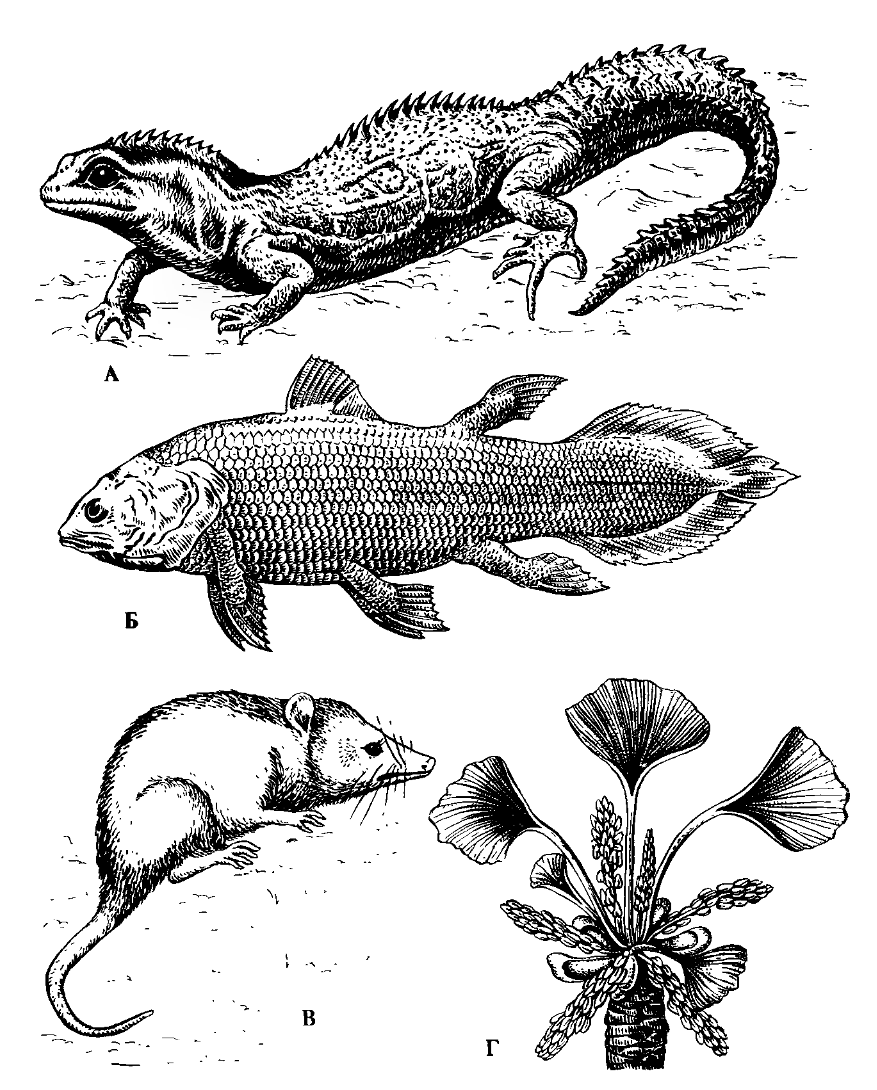


Рис. 12. Примеры реликтовых форм. *А* — гаттерия (*Sphenodon punctatum*); *Б* — латимерия (*Latimeria halumnae*); *В* — опоссум (*Didelphis marsupialis*); *Г* — гинкго (*Gingo biloba*) (по И. И. Шмальгаузену, 1969; А. Ромеру, 1969; Л. И. Курсанову и др., 1951).

Североамернканскнй опоссум не является зоогеографическнм реликтом в прямом смысле слова, так как чрезвычайно широко распространеи в умеренной и тропической зонах Америки. Однако по строеиию тела он типичный реликт, сохраияющий (как и другие из приведенных на рисунке жнвотных и растений) облик, характерный для предковых форм, живших десяткн миллиоиов лет иазад

зодных участках прибрежных вод Восточной Африки (рис. 12, *Б*).

Среди растений реликтом может считаться гинкго, ныне распространенное в Китае и Японии только как декоративное растение. Облик этого растения дает нам представление о древесных формах, вымерших в юрском периоде (рис. 12, *Г*).

Изучение реликтовых форм дает возможность не только полно восстановить облик давно исчезнувших групп, но их образ жизни и географическое распространение, позволяет определить условия, существовавшие миллионы лет назад.

Данные морфологии

Использование морфологических (сравнительно-анатомических, гистологических и др.) доказательств и методов изучения эволюции основано на простом принципе: *глубокое внутреннее сходство организмов может показать родство сравниваемых форм.*

Внутри любой крупной группы организмов всегда можно найти общие морфологические особенности, понятные лишь при признании факта единого происхождения такой группы.

Кроме общих сопоставлений строения организмов разных групп существует несколько специальных морфологических подходов, позволяющих использовать морфологические данные для доказательства эволюции и исследовать пути эволюционного процесса. Прежде всего это изучение гомологии, рудиментарных органов и атавизмов, исследование сравнительно-анатомических рядов.

Гомология органов. *Органы, развивающиеся из сходных зачатков и находящиеся в сходных взаимоотношениях с окружающими органами и тканями, называются гомологичными.* Другими словами, это органы, имеющие глубокое сходство в строении, основанное на единстве происхождения соответствующих организмов.

Различные по внешнему виду и функциям конечности млекопитающих состоят из сходных элементов: лопатки, костей плеча, предплечья, запястья, пясти, фаланг пальцев (рис. 13). Во всех случаях сохраняется единый план строения, сходство во взаимоотношении конечностей с остальными органами и сходство онтогенетического развития.

Материалистическое объяснение гомология получает лишь в свете эволюционного развития различных групп от определенного общего предка. Установление гомологии органов позволяет сделать вывод о родстве исследуемых организмов.

Крупным успехом классической сравнительной анатомии в прошлом веке явилось установление гомологии слуховых косточек наземных позвоночных. Известно, что в аппарате среднего уха всех млекопитающих звуковые колебания передаются с барабанной перепонки системой из трех слуховых косточек — молоточка, наковальни и стремечка. Сравнение строения черепа в ряду первично водных и наземных позвоночных (рис. 14) пока-

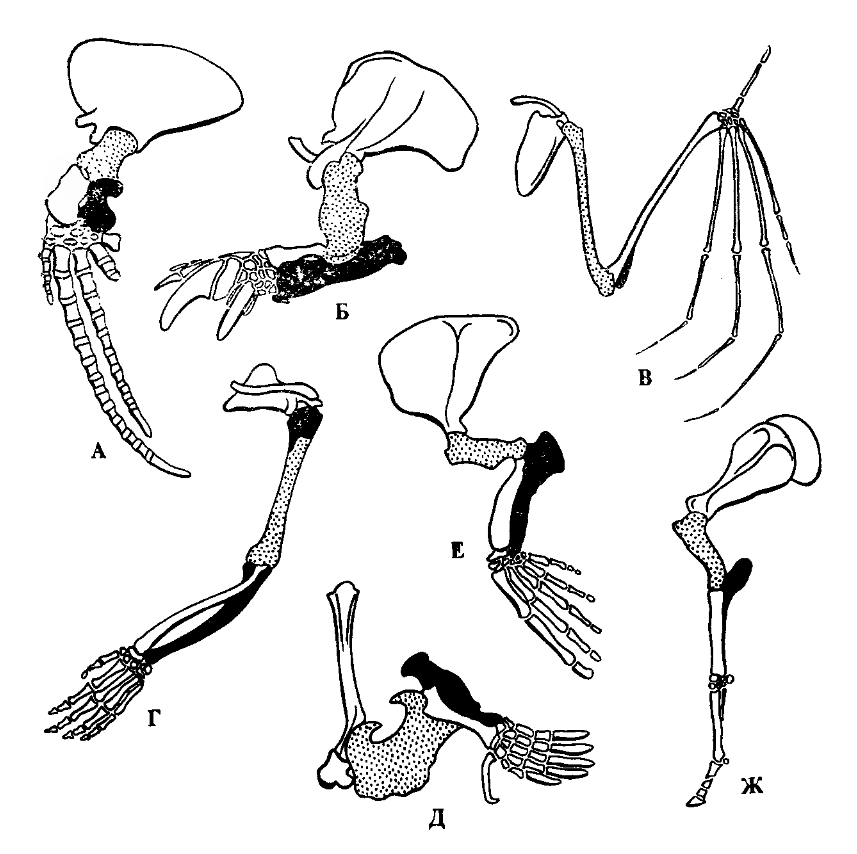


Рис. 13. Схематическое изображение строения скелета передней конечности представителей разных отрядов млекопитающих. *А* — финвал (*Balaenoptera physalus*); *Б* — гигантский броненосец (*Priodontes giganteus*); *В* — рыжая вечерница (*Nyctalus noctula*); *Г* — горилла (*Gorila gorila*); *Д* — крот (*Talpa europea*); *Е* — сивуч (*Eumetopias jabatus*); *Ж* — лошадь Пржевальского (*Equus przewalskii*) (по И. Херан, 1968)

зывает, что у акуловых рыб центральная из костей — наковальня — занимает в черепе важное конструктивное положение, являясь одной из мощных костей, формирующих боковую поверхность черепа. У костистых рыб она резко сокращается в размерах, сохраняя, однако, важное значение в конструкции черепа. У рептилий она резко изменена и служит рычагом при подвеске челюсти, а у млекопитающих она занимает место в системе слуховых косточек. Установление гомологии этих структур прекрасно объяснило эволюционные пути возникновения такого сложнейшего аппарата передачи звуков в воздушной среде, каким является слуховой аппарат млекопитающих.

Пример гомологии у представителей царства растений приведен на рис. 15.

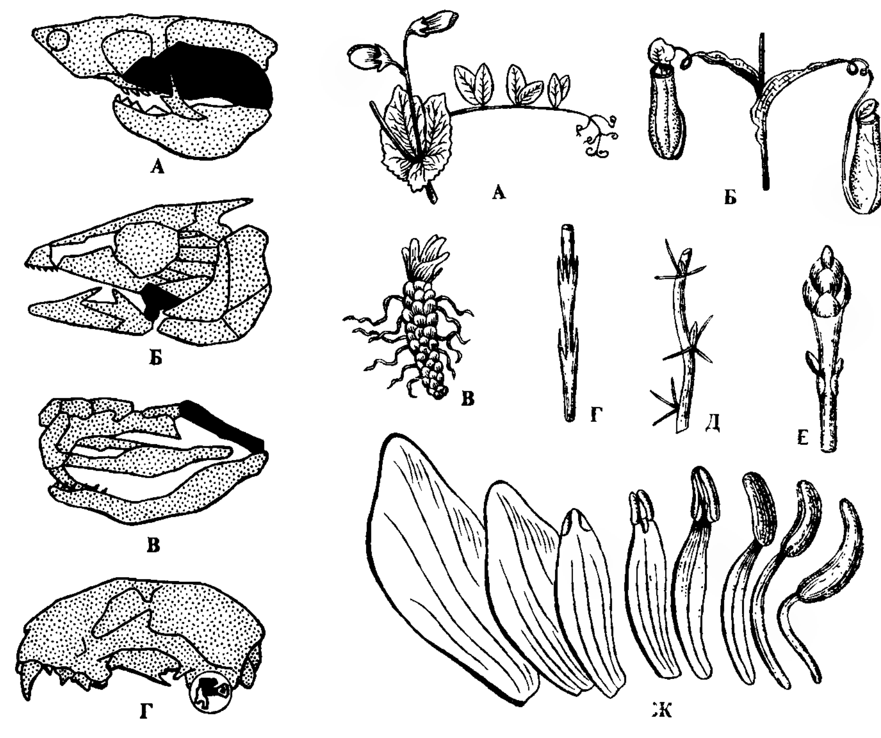


Рис. 14. Гомологизация некоторых костей в черепе акуловых (*А*), костистых рыб (*Б*), рептилий (*В*) и млекопитающих (*Г*) (из И. Херан, 1968).

Этот сравнительно-анатомический ряд позволяет восстановить эволюционный путь становления слуховых косточек млекопитающих

Рис. 15. Гомологизация некоторых органов у растений: перистосложный ляст гороха с прилистниками и усяками (*А*), кувшнчики непентеса (*Б*), чешуйки на корневище (*В*). Стеблевые чешуи хвоща (*Г*), колючки барбариса (*Д*), почечные чешуи (*Е*) являются видоизменениями листовой пластинки. Постепенный переход от тычинок к лепесткам (*Ж*) в цветке кувшинки (*Nymphae alba*) показывает путь происхождения тычинок (по И. М. Полякову, 1941, и Ф. Н. Правдину, 1968)

Явление гомологии, гомологического сходства, необходимо отличать от явления аналогии, или аналогичного сходства. Аналогичные органы имеют лишь внешнее сходство, вызванное, как правило, выполнением сходных функций, а не общим происхождением. Для установления родства и выяснения путей эволюции изучаемых групп эти органы не имеют значения. На рис. 16 изображены колючки акации, барбариса, боярышника и ежевики. Все эти органы аналогичные и не свидетельствуют о родстве рассматриваемых форм, показывая лишь сходные направления приспособления, вызываемые в процессе эволюции действием естественного отбора (сохранялись и получали развитие формы растений, защищенные от поедания крупными растительноядными позвоночными).

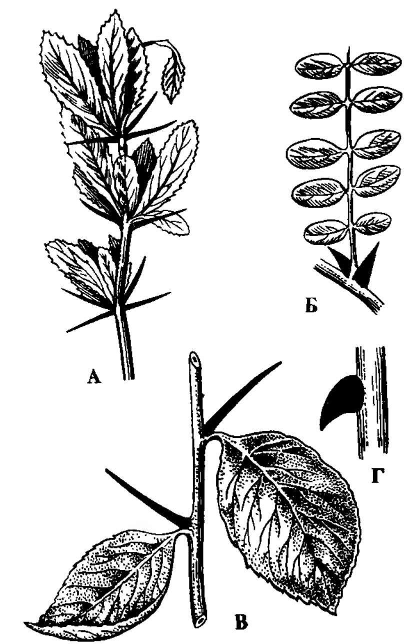


Рис. 16. Пример аналогичных органов у растений. *А* — колючки барбариса (возникают из листьев); *Б* — колючки белой акации (возникают из прилистников); *В* — колючки боярышника (возникают из побега); *Г* — колючка ежевики (возникает из коры) (по Ф. Н. Правдину, 1968, с дополнениями)

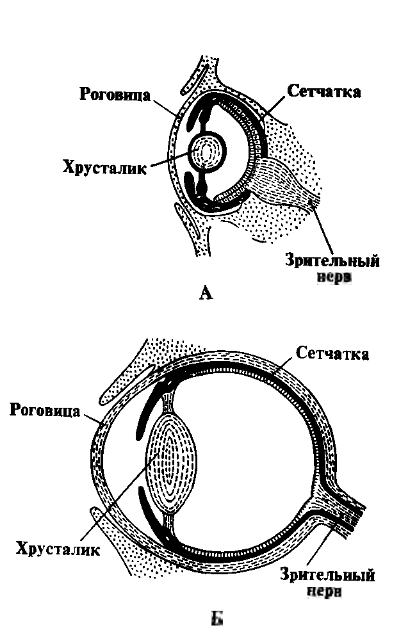


Рис. 17. Пример аналогичных органов у животных. Сходство в строении глаза наземных позвоночных животных (*А*) и головоногих моллюсков (*Б*) основано на аналогии, так как эти структуры развиваются в указанных группах из разных зачатков (из В. Даудесвелла, 1960)

Иногда сходство аналогичных органов бывает столь глубоким, что для выявления их характера требуются специальные сравнительно-анатомические и эмбриологические исследования. Строение глаза наземных позвоночных и головоногих моллюсков, несмотря на удивительное сходство этого органа, является аналогичным (рис. 17). Глаз кальмара и глаз позвоночного развивается из разных зачатков, сходство же определяется физической природой света. Недаром конструкция любого фотографического аппарата в точности повторяет строение глаза: зрачок — объектив, радужина — диафрагма, сетчатка — чувствительная пленка, механизм аккомодации — наводка на резкость.

Выявление характера сходства (гомология или аналогия) позволяет выяснить пути эволюционного развития, установить родство групп и, наконец, может показать направление действия естественного отбора.

Рудиментарные органы и атавизмы. Данных гомологии недостаточно для восстановления пути развития той или другой группы, при этом трудно определить, например, какая из сравниваемых гомологичных форм родоначальная.

В строении практически любого организма можно найти органы или структуры сравнительно недоразвитые (лишенные каких-либо важных частей по сравнению с гомологичными структурами близких форм); такие органы или структуры называются *рудиментарными.*

Рассмотрим несколько классических примеров рудиментарных органов.

У китообразных на месте заднего пояса конечностей располагаются в толще туловищной мускулатуры от одной до трех небольших косточек, связанных в настоящее время лишь с мышцами мочеполовой системы (рис. 18, *В*). Эти рудименты тазовых костей подтверждают факт происхождения китов и дельфинов от наземных четвероногих предков, имеющих развитые задние конечности. Рудиментарные задние конечности питона (рис. 18, *А*) также указывают на происхождение ныне безногих змей от предков с развитыми конечностями. У новозеландского нелетающего киви (рис. 18, *Б*) крылья отсутствуют, они и не нужны ему в условиях постоянного обитания на одних и тех же местах Земли, среди густой растительности. От крыльев остались лишь едва заметные выросты-рудименты, свидетельствующие, что у предков киви были настоящие крылья.

Много рудиментарных органов у человека. Это ушные мышцы и мелкая мускулатура, поднимающая основание волосяных фолликулов (у человека осталась лишь способность образования «гусиной кожи»). У диких млекопитающих поднимание волос и сейчас имеет важное терморегуляционное значение, у человека же эта функция кожной мускулатуры, несомненно, рудиментарна.

Иногда рудиментарные органы могут достигать (у некоторых особей внутри вида) таких значительных размеров, что напоминают особенности строения предковых форм. *Орган или структура, показывающие «возврат к предкам» называется атавизмом* (от лат. atavus — предок).

У человека атавизмами являются хвост, мощный волосяной покров на всей поверхности тела, наличие не двух, а нескольких пар сосков и т. п. Развитие у лошади вместо грифельных косточек (рудиментарных пальцев) настоящих боковых пальцев, так же как и развитие у китообразных выступающих на поверхность тела задних конечностей,— примеры атавизмов.

Между рудиментами и атавизмами иногда нет четкой границы, например, в примере развития конечностей у китообразных. Остатки заднего пояса конечностей в теле китов являются рудиментарными органами, но развитие задней конечности, выступающей наружу как отдельный плавник, несомненно, является атавизмом. Отличие рудиментарных органов состоит в том, что

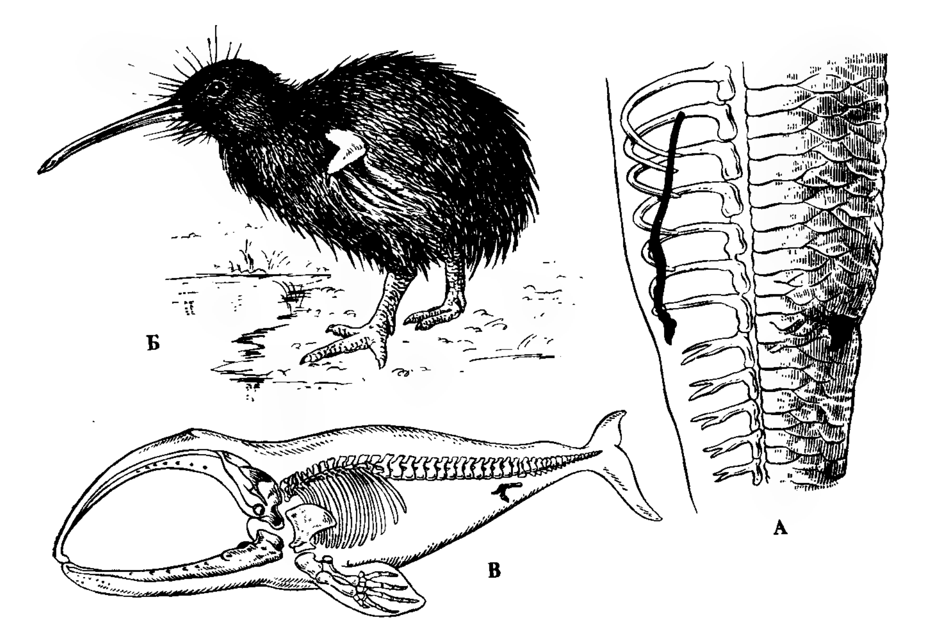


Рис. 18. Примеры рудиментарных органов. *А* — задние конечности питона; *Б* — крылышко у киви; *В* — тазовые кости китообразных (по Ст. Сковрону, 1965; и А. А. Парамонову, 1946)

первые встречаются почти у всех членов данной популяции, вторые — лишь у немногих особей.

Другую возможность разграничения рудиментов и атавизмов дает их разное функциональное значение. Каким бы незначительным ни был рудиментарный орган, он всегда выполняет в организме определенную функцию. Тазовые кости китообразных служат местом прикрепления мышц, обеспечивающих нормальную работу анального отверстия и половых органов, аппендикс у человека — органом лимфотворения, крыло у нелетающих птиц (например, страусов) — турнирным оружием и помогает птице при беге и т. п. Атавизмы же — все без исключения — не несут каких-либо специальных видовых функций.

Рудиментарные органы и атавизмы являются убедительными доказательствами процесса эволюции.

Сравнительно-анатомические ряды. При рассмотрении гомологии органов шла речь о сравнении *ряда* специально подобранных организмов. Метод изучения сравнительно-анатомических рядов — важный самостоятельный метод изучения путей эволюционного процесса.

Рассмотрим некоторые примеры эволюционного анализа сравнительно-анатомического ряда. На рис. 19 изображен ряд передних конечностей современных непарнокопытных млекопи-

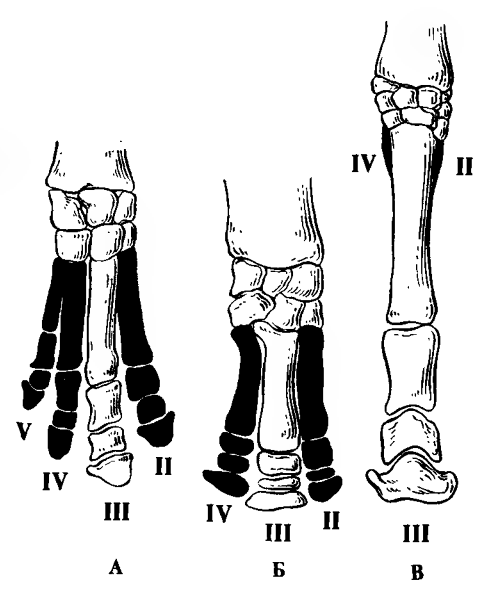


Рис. 19. Сравнительно-анатомический ряд. *А* — передние конечности тапира (*Tapirus*); *Б* — носорога (*Cerathotherium*) и В — лошади (*Equus*) (из Д. К. Беляева и др. 1967). II—V — пальцы

тающих: тапира, носорога, лошади, показывающий путь эволюции, приведший к возникновению однопалой ноги у лошади. При переходе от обитания во влажных тропических лесах (тапир) к жизни в саванне (носорог) происходит редукция пальцев до трех. При переходе к жизни на открытых пространствах (лошадь) редукция пальцев идет еще дальше — до сохранения лишь единственного центрального пальца (с биомеханической точки зрения хождение на одном пальце чрезвычайно выгодно для обеспечения мгновенного отталкивания и быстрого бега). Сравнение современных однопроходных, сумчатых и плацентарных млекопитающих позволяет представить основной путь эволюции зверей — от откладывания яиц (ехидна и утконос) к рождению живых, но очень недоразвитых детенышей (сумчатые) и, наконец, к соединению организма зародыша с организмом матери (плацентарные).

Морфологические доказательства и методы изучения эволюции основаны на принципе «чем ближе родство, тем больше сходство». Доказано, что такое сходство родственных форм определяется сходством в строении основных управляющих систем организма — генотипов.

В последние годы использованием метода «гибридизации» ДНК стало возможным сравнение разных видов организмов по строению ДНК. Такое сравнение дает возможность получать точные количественные данные о степени различия между сравниваемыми видами, что невозможно при применении обычных сравнительно-анатомических методов.

В подавляющем большинстве случаев данные, получаемые этим методом, совпадают с данными, полученными при «классическом» описательном изучении систематического положения и родства форм.

Морфологические методы изучения эволюции практически всегда сочетаются в эволюционном исследовании с другими подходами и методами (палеонтологическим, биогеографическим и т. д.).

Особенно тесное отношение к морфологическим подходам и методам изучения эволюции имеют данные эмбриологии.

Данные эмбриологии

Эмбриология дает конкретные доказательства протекания эволюционного процесса. В числе их должны быть названы: явления зародышевого сходства и принцип рекапитуляции (гл. 15).

Явление зародышевого сходства. В первой половине XIX в. выдающийся натуралист К. Бэр сформулировал «закон зародышевого сходства»: *чем более ранние стадии индивидуального развития исследуются, тем больше сходства обнаруживается между различными организмами.* Лишь на средних стадиях развития в сравниваемом ряду позвоночных у зародышей проявляются особенности, характерные для рыб и амфибий; на еще более поздних стадиях — особенности рептилий, птиц и млекопитающих. Сравнение развития человека и обезьяны показывает, что различия в эмбрионах проявляются лишь совсем незадолго до рождения (рис. 20).

Вскоре после открытия явления зародышевого сходства Ч. Дарвин показал, что оно свидетельствует об общности происхождения и путей эволюции сравниваемых форм.

Принцип рекапитуляции. Явление зародышевого сходства позволило Ч. Дарвину выдвинуть и еще один очень важный эмбриологический метод изучения эволюции, основанный на том, что в процессе онтогенеза как бы повторяются (рекапитулируют) многие черты строения предковых форм: на ранних стадиях развития более отдаленных предков (или современных менее родственных форм) и на более поздних стадиях развития у более близких предков (или более родственных современных форм).

Все многоклеточные организмы проходят в развитии одноклеточную стадию, что указывает на происхождение многоклеточных от одноклеточных. Все многоклеточные в развитии проходят стадию однослойного «шара» — ей соответствует строение некоторых современных простых организмов (например, вольвокса). Следующей стадией развития животных является обычно двуслойный мешок, или «шар»,— этой стадии онтогенеза соответствует строение современных кишечнополостных (например, гидры). У всех позвоночных животных на определенной стадии развития существует хорда (спинная струна); вероятно, у предков позвоночных хорда существовала всю жизнь. И наконец, последний пример. У зародыша человека закладываются жаберные щели, похожие на таковые у акуловых рыб. Следовательно, возможно, что в филогенезе человека (и всех млекопитающих вообще) были формы, похожие на акуловых.

Принцип рекапитуляции отнюдь не ограничивается лишь морфологическими изменениями. В процессе эволюции позвоночных происходит постепенная утрата ферментов, необходимых для распада мочевой кислоты (мочевая кислота служит конечным продуктом обмена пуринов — одной из составных частей нуклеиновых кислот). Так, у приматов и некоторых птиц конечным продуктом такого обмена является мочевая кислота, у большинства других

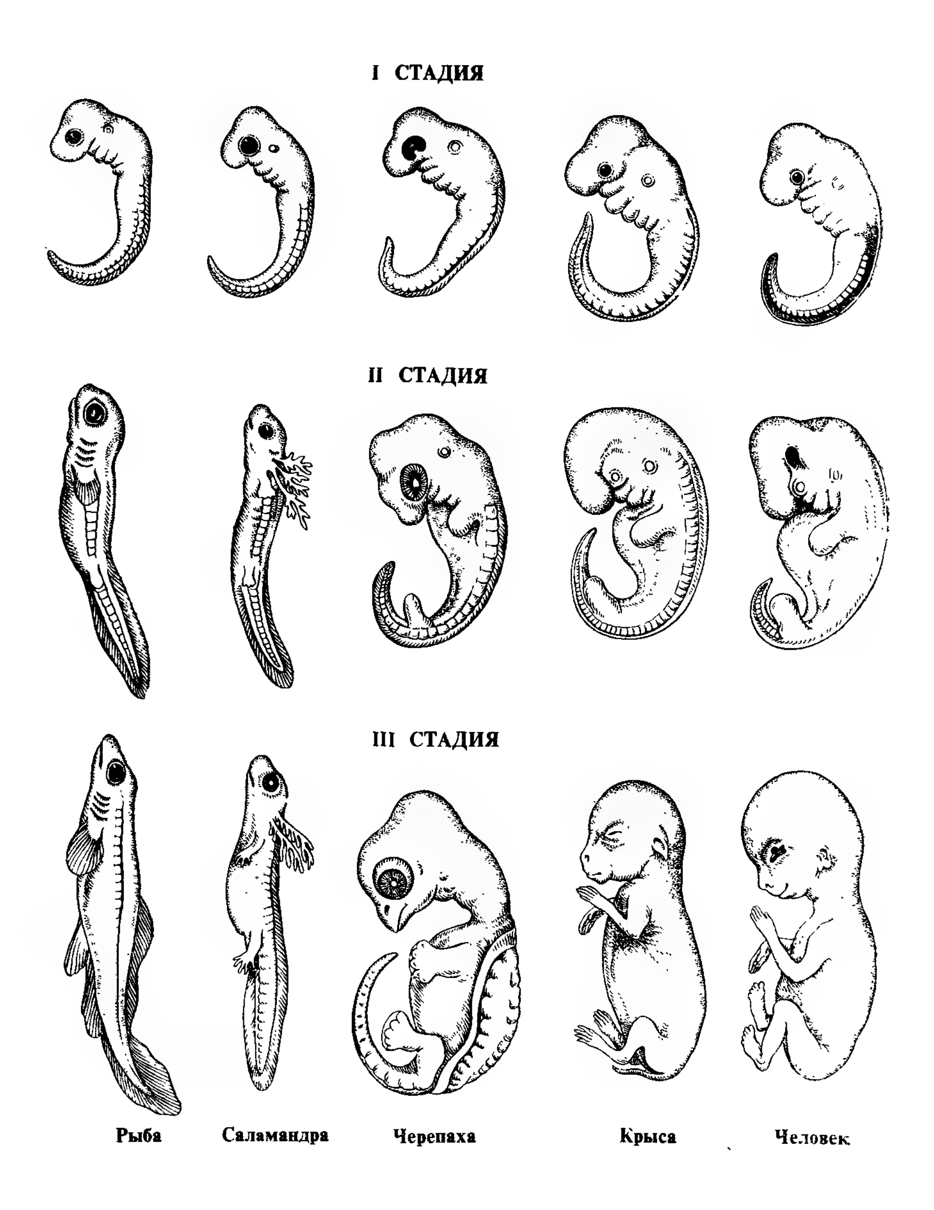


Рис. 20. Явление зародышевого сходства (по Э. Геккелю, 1866).
Эмбрионы всех позвоночных животных на ранних стадиях развития более сходны друг с другом, чем на более поздних стадиях

млекопитающих — аллантоин, у земноводных и большинства рыб — мочевина, у беспозвоночных — аммиак. Эмбрио-биохимические исследования показали, что зародыш цыпленка на ранних стадиях развития выделяет аммиак, на более поздних — мочевину, и на последних стадиях развития — мочевую кислоту. Сходным образом у головастиков — личинок бесхвостых амфибий, конечным продуктом обмена является аммиак, а у взрослых лягушек — мочевина.

Эти факты показывают на действие принципа рекапитуляции и среди физиолого-биохимических признаков.

Концепция рекапитуляции помогает восстановить ход эволюционного развития многих групп и органов, палеонтологические материалы по которым отсутствуют или недостаточны. О современном состоянии этой концепции, о путях ее развития и уже известных ограничениях в применении этого метода исследования эволюции говорится в главе 15.

Данные систематики

Хорошо известно, что задача систематики — дисциплины, посвященной классификации организмов,— создание филогенетической системы организмов. Выяснение систематического положения той или другой формы относительно других форм всегда связано с решением эволюционных проблем восстановления генеалогии, путей эволюционного развития сравниваемых групп.

Для более точного установления места группы на древе жизни в систематике используют самые разнообразные методы исследования, многие из которых совпадают с эволюционными. В то же время результаты других исследований, интегрированные систематикой, оказываются важными для изучения собственно процесса эволюции.

Характер таксономического распределения организмов. Ныне живущие виды представляют собой концевые побеги древа жизни, ствол и ветви которого исчезли в прошлом. При этом группы близких видов составляют *роды,* группы близких родов — *семейства,* группы семейств — *отряды* и т. д. Между этими таксонами (родами, семействами, отрядами и т. д.) в природе существуют разрывы, определяемые отсутствием постепенных переходов. Тот факт, что на основании комплекса данных систематикам удается с высокой степенью надежности устанавливать иерархическое соподчинение разных категорий таксонов (вид входит в род, род — в семейство и т. д.), можно разумно объяснить лишь существованием эволюционных взаимоотношений между отдельными группами — происхождением одних форм от других, более молодых от более древних.

Систематический ранг группы определяется составом и количеством дочерних подразделений. Выделение родов, семейств, от-

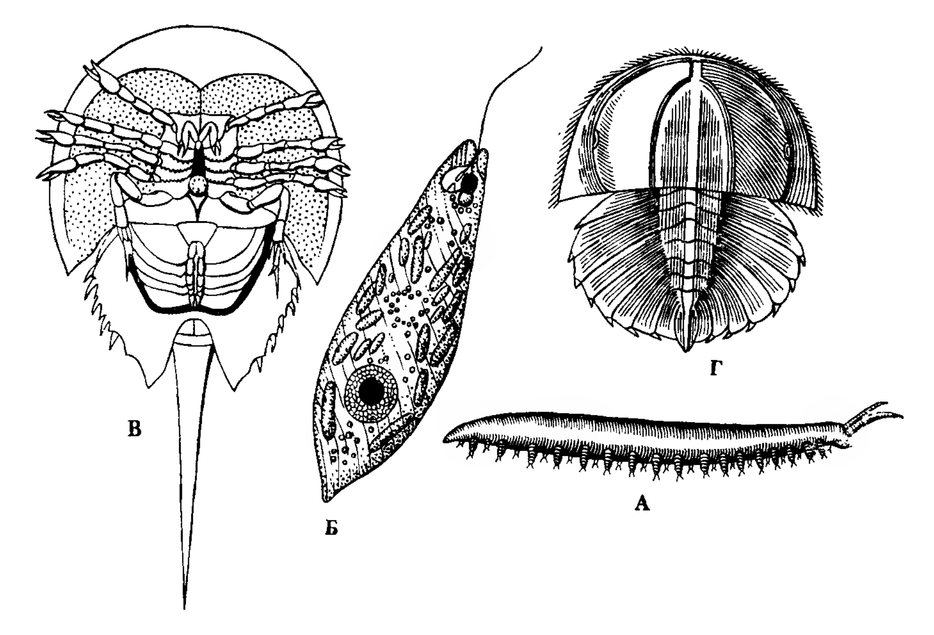


Рис. 21. Примеры ныне существующих переходных форм. *А* — перипатус (*Peripatus laurocerasus*), соединяющий признаки членистоногих и кольчатых червей; *Б* — эвглена (*Euglena viridis*), соединяющая признаки присущие животным и растениям; *В* — мечехвост (*Limulus polyphemus*), своеобразный представитель современных членистоногих, занимающих промежуточное положение между ископаемыми трилобитами и членистоногими; *Г* — личинка мечехвоста, напоминающая по строению ископаемых трилобитов (по И. И. Шмальгаузену, 1969)

рядов, классов представляет объективную необходимость, а не делается для «удобства» систематики (см. гл. 13).

Переходные формы. Несмотря на то, что между крупными естественными группами животных, растений и микроорганизмов, как правило, существуют глубокие разрывы, вызванные вымиранием промежуточных форм, в ряде случаев мы обнаруживаем *переходные формы.* Существование форм, сочетающих в своем строении признаки разных типов организации и занимающих поэтому промежуточное систематическое положение, определяется общим родством организмов. При таком родстве между отдельными, далеко отошедшими друг от друга крупными ветвями древа жизни могут существовать мелкие ветви, носящие промежуточный характер. Рассмотрим несколько примеров.

Перипатус (рис. 21, *А*) — червеобразное первичнотрахейное животное — соединяет в своем строении признаки членистоногих и высших червей (кольчецов). Хорошо известная эвглена зеленая (рис. 21, *Б*) по основным особенностям строения является животным организмом, но постоянное присутствие хлорофилла в теле и способность к фотосинтезу позволяют отнести ее и к простейшим растениям.

Асцидии (представители оболочников) по строению взрослых особей приближаются к моллюскам, но по характеру эмбрионального развития, несомненно, сходны с хордовыми животными; это настоящая промежуточная форма между позвоночными и беспозвоночными.

Существование промежуточных форм в современном органическом мире — свидетельство единства организации крупных стволов древа жизни и единства их происхождения.

Данные генетики и селекции

Генетика — наука о наследственности и изменчивости — центральная биологическая дисциплина, позволяющая вскрыть особенности протекания процесса эволюции, выяснить его движущие силы и материал. Этим вопросам посвящена вся следующая часть настоящего курса. Здесь же можно лишь упомянуть некоторые общие положения.

Одно из главнейших свойств живых организмов — способность к самовоспроизведению — осуществляется посредством матричного принципа копирования молекул ДНК в процессе митоза. Такие фундаментальные генетические процессы, как деление клеток посредством митоза и половой процесс (связанный с комбинаторикой генетического материала), свойственны огромному большинству современных животных, растений и грибов и показывают из единство происхождения этих царств живой природы.

Генетика и селекция дали прямые доказательства протекания эволюционного процесса. Все разнообразные породы домашних собак произошли под действием искусственного отбора от общих диких предков. То же относится и к возникновению разнообразных пород крупного и мелкого рогатого скота, птиц и т. д. Общеизвестны успехи генетики и селекции в области создания новых форм растительных организмов: экспериментально получены не только новые сорта и подвиды, но и новые самостоятельные видовые и даже родовые формы растений.

Особое значение для эволюционного учения имеет развитие популяционной генетики, позволяющей вскрыть текущие в элементарных эволюционных единицах — популяциях — процессы, приводящие к необратимым изменениям частот разных генов — элементарным эволюционным явлениям (см. гл. 7). Можно сказать, что *развитие современного эволюционного учения определяется насыщением его генетическими идеями и методами.* Именно проникновение генетики в эволюционное учение сделало возможным проведение исследований на *микроэволюционном уровне,* показало роль отдельных эволюционных факторов, выяснило фундаментальное значение вида как качественного этапа эволюционного процесса и популяции как элементарной единицы этого процесса (см. ч. III).

Методологически чрезвычайно важным результатом проникновения генетики в эволюционное учение явилось широкое распространение экспериментальных подходов в решении эволюционных задач, а также применение в эволюционной теории точного и методологически совершенного аппарата генетических понятий, основанного на принципе дискретности.

Следовательно, разработка современного эволюционного учения немыслима вне генетических подходов и методов. Развитие популяционной морфологии, гено- и феногеографии, микросистематики, кариосистематики, фенетики и других «промежуточных» дисциплин (определяющих в значительной мере современный этап развития эволюционного учения) иллюстрирует эту ведущую роль генетики.

Данные биохимии и физиологии

Основой строения всех живых существ являются сложные высокомолекулярные вещества белкового типа. Молекулы ДНК — носители кодов наследственной информации — у всех живых форм находятся в тесной связи с белками, образуя молекулы нуклеопротеидов. В основе строения живого на Земле лежат белки и ДНК. Единство химического состава животных и растений подтверждается принципиальным сходством строения хлорофилла (растения), гемоглобина (позвоночные) и гемоцианина (беспозвоночные). Исследования показывают, что это очень близкие по химическим особенностям строения органические вещества. Сходны у всех живых организмов и основные биохимические процессы: окисление, гликолиз, распад жирных кислот, перенос специфических веществ через клеточные мембраны. У организмов разных групп в этих процессах принимают участие очень близкие по строению ферменты.

Все это свидетельства единства химического состава живой природы на Земле.

Биохимия располагает специальными методами исследования, позволяющими с большой степенью точности выяснить «кровное родство» разных групп. При сравнении белков крови используется способность организмов вырабатывать (в ответ на введение в кровь чужих белков) антитела, которые затем можно выделить из сыворотки крови и определить, при каком разведении эта сыворотка будет реагировать с другой, сравниваемой сывороткой. По характеру протекания этой реакции преципитации — осаждения чужеродных белков, можно судить о степени филогенетического родства сравниваемых форм. Как показывают серологические методы исследования приматов, ближайшими «кровными родственниками» человека являются высшие человекообразные обезьяны, а наиболее далекими — лемуры. Биохимические данные показывают также на большое сходство особенностей крови хищных млекопитающих, на сходство всех хищных с ластоногими, сходство

между всеми птицами, а также близость птиц к крокодилам и черепахам (птицы ближе к крокодилам, чем крокодилы к змеям). Эти же серологические данные показывают на различия между бесхвостыми и хвостатыми амфибиями, а также то, что хордовые связаны по происхождению с иглокожими. Подобные (несколько измененные) методы исследований применимы и для растений.

Как указывалось выше, применение биохимических методов анализа строения молекул ДНК позволяет получать количественные данные о степени сходства и различия сравниваемых форм. Подобные же методы (молекулярно-биологические или биохимические) используются и для изучения последовательности аминокислот отдельных участков молекулы гемоглобина.

Дендрограммы, составленные при этом, характеризуют в относительных единицах степень расхождения сравниваемых групп (рис. 22).

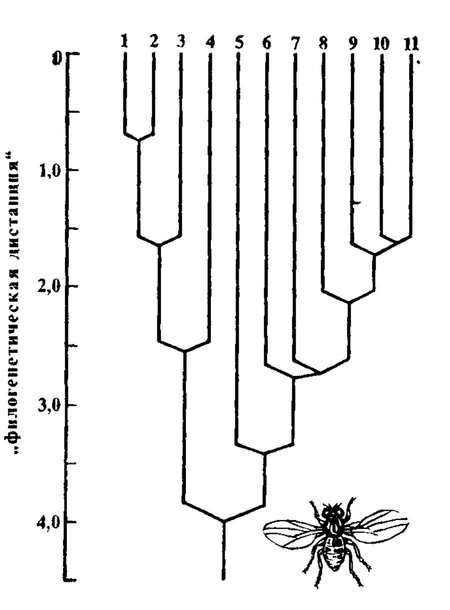


Рис. 22. Пример построения филогенетического древа (дендрограмма) группы на основании учета среднего числа различий (в последовательностях расположения аминокислот) в молекуле белка: схема филогенеза группы видов в роде *Drosophila* (из С. Лаковаара и др., 1972):

1—11 — виды дрозофил

Большой материал для изучения особенностей эволюции дает современная физиология — наука о функциях органов и частей тела живых организмов.

На основании данных, полученных сравнительной физиологией, возможно проследить развитие тех или иных функций в процессе филогенеза, сравнить особенности функционирования структур разных ветвей древа жизни.

Итак, если в недавнем прошлом биохимия и физиология давали лишь убедительные свидетельства единства происхождения органического мира, сейчас, с развитием широких сравнительных исследований и накоплением большого фактического материала, возникает возможность биохимическими и физиологическими методами выяснить степень родства между разными формами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эволюция — историческое развитие живого на Земле — теперь предстает не в виде правдоподобной гипотезы, а в качестве неопровержимого факта, подтверждаемого суммой наших знаний из самых разных областей естественных наук.

В комплексе разные методы позволяют изучать масштабы эволюционного процесса — от происхождения крупных групп до возникновения новых видов.

Принципиально важно проникновение генетических идей и методов в эволюционное учение: благодаря этому возникает микроэволюционный подход к изучению эволюции, который является центральной и наиболее разработанной частью современного эволюционного учения.

Сопоставление различных подходов к изучению эволюции в XIX и XX вв. показывает, что постоянно происходит углубление всех классических методов исследования и развитие новых. Важной современной чертой использования различных методов изучения эволюции является их взаимодополняемость: методы палеонтологии органически сочетаются не только с морфологическими или биогеографическими, но и с биохимическими и генетическими; эмбриологические подходы естественно сочетаются не только с морфологическими, но и с физиологическими и биохимическими и т. д.

Это взаимопроникновение разных методов отражает важность комплексного подхода при исследовании эволюции вообще. Сегодня недостаточно изучать особенности видообразования, скажем, только с позиций морфологии, физиологии или эмбриологии. Лишь комплексный подход (обязательно генетически направленный) может служить надежной основой познания процесса эволюции во всех его формах и проявлениях.

ГЛАВА 3 ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Попытки понять, как возникла и развивалась жизнь на Земле, появились у человека в глубокой древности. В античные времена и средневековье допускалась возможность самозарождения даже млекопитающих (например, мышей из тряпок). Зоолог Ф. Реди в XVII в. экспериментально доказал невозможность самозарождения сколько-нибудь сложных животных. Окончательно версия о самозарождении была развенчана Л. Пастером в середине XIX в.

Отрицание возможности самозарождения жизни в настоящее время не противоречит представлениям о принципиальной возможности развития органической природы и жизни в прошлом из неорганической материи. Теперь хорошо известно, что на определенной стадии развития материи жизнь может возникнуть как результат естественных процессов, совершающихся в самой материи.

Элементарные химические процессы на начальных этапах возникновения и развития жизни могли происходить не только на Земле, но и в других частях Вселенной и в различное время. Однако в изученной пока человеком части Вселенной только на Земле они привели к формированию и расцвету жизни.

Историю возникновения и развития жизни обычно делят на *предбиологический* (абиогенный, химический) и *биологический этапы.*

Первый этап был значительно продолжительнее. Возраст Земли исчисляется примерно в 5 млрд. лет. Жизнь существует на Земле, видимо, более 3 млрд. лет.

С возникновением жизни ее развитие пошло быстрыми темпами (ускорение эволюции во времени). Так, для этапа химической эволюции при возникновении жизни на Земле потребовалось 1,5—2 млрд. лет, тогда как до возникновения наземных растений и животных с момента появления жизни прошло не более 500 млн. лет; птицы и млекопитающие развились от наземных позвоночных за 100 млн. лет, приматы выделились за 12—15 млн. лет, для становления человека потребовалось около 5 млн. лет; эра же современной науки и техники в истории человека исчисляется в пределах 300 лет.

Настоящая глава посвящена краткому описанию многообразия органического мира Земли — тем результатам эволюционного процесса, которые сейчас реально существуют в природе. При этом мы рассмотрим лишь самые крупные группы организмов и кратко охарактеризуем пути их эволюционного развития.

Возникновение жизни

Признаки деятельности живых организмов обнаружены многократно в *докембрийских породах*, рассеянных по всему земному шару. Так, в протерозойских отложениях, датируемых более 1500 млн. лет, обнаружены синезеленые. Настоящей сенсацией стала находка в Южной Африке (местечко Фиг-Три) пород с деятельностью микроорганизмов, возраст которых определяется в 3 млрд. лет.

Процессы, предшествовавшие возникновению жизни на Земле, несомненно, совершались на основе тех же физических и химических законов, которые действуют на Земле и ныне. Этот естественнонаучный принцип *актуализма* позволяет утверждать, что происхождение жизни связано с последовательным и вероятным про-

теканием определенных химических реакций. Физические и химические свойства воды (высокий дипольный момент, вязкость, теплоемкость и т. д.) и углерода (трудность образования окислов, способность к восстановлению и образованию линейных соединений) определили то, что они оказались у колыбели жизни. Химические и физические свойства различных атомов и молекул делали обязательными взаимодействия между ними. Говоря о возникновении жизни путем сложных химических преобразований атомов и молекул, важно иметь в виду, что эти процессы не имели единичного и неповторяемого характера, а могли протекать и, видимо, протекали в разных условиях и на разных участках поверхности Земли. Каковы же основные этапы химической эволюции жизни?

Из водорода, азота и углерода при наличии свободной энергии на Земле возникали сначала не сложные молекулы: аммиак, метан и другие углеводороды. В дальнейшем эти несложные молекулы заносились в первичный океан и там вступали в новые связи между собой и с другими веществами.

С особым успехом, видимо, протекали процессы роста молекул при наличии группы —N=C=N—. Эта группа таит в себе большие химические возможности к росту как за счет присоединения к атому углерода атома кислорода, так и путем реагирования с азотистым основанием.

С определенного этапа химической эволюции предбиологических систем участие кислорода в этом процессе стало необходимым. В атмосфере Земли кислород накапливается путем разложения воды и водяного пара под действием ультрафиолетовых лучей Солнца. Большая часть водорода, образуемого при этом, улетучивалась из атмосферы. Все это способствовало постепенному насыщению атмосферы Земли кислородом. Для превращения восстановленной атмосферы первичной Земли в окисленную потребовалось, наверно, не меньше 1—1,2 млрд. лет. С момента насыщения атмосферы кислородом ранее образованные восстановленные соединения начали окисляться, а именно NH_3 до NO_3, CH_4 — до CO_2, H_2S — до SO_3. В ряде случаев при окислении CH_4 образовались метиловый спирт, формальдегид, муравьиная кислота, HCOOH и т. д., которые вместе с дождевой водой попадали в первичный океан. Эти вещества, вступая в реакции с аммиаком и цианистым водородом, дали начало аминокислотам и соединениям типа аденина.

В ходе таких и аналогичных им реакций воды первичного океана насыщались разнообразными веществами, образуя *«первичный бульон»*.

Возможность синтеза аминокислот и других низкомолекулярных органических соединений из неорганических элементов и соединений доказана экспериментально. Так, пропуская электрические разряды через смесь газов метана и аммиака при наличии водяного пара, удалось получить ряд таких сравнительно сложных соединений, как глицин, аланин, аспарагиновая кислота, α-амино-

масляная кислота, янтарная и молочная кислоты и другие низкомолекулярные органические соединения. Возможность такого синтеза была доказана в многочисленных экспериментах с использованием других соотношений исходных газов и видов источника энергии. Эксперименты в этом направлении оказались перспективными и для выяснения происхождения других веществ. Осуществлен синтез аденина, гуанина, аденозина, аденозинмонофосфата, аденозиндифосфата и аденозинтрифосфата. Путем реакции полимеризации из простых молекул могли быть образованы и более сложные молекулы: белки, липиды, нуклеиновые кислоты и их производные.

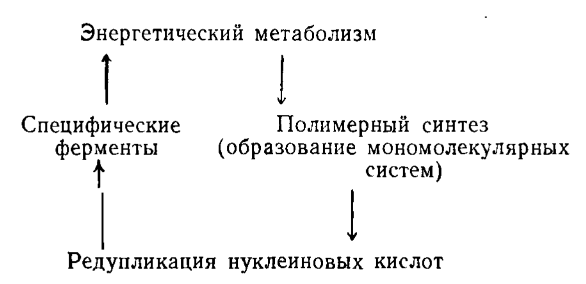
Не останавливаясь на других особенностях начальных стадий эволюции жизни, заметим, что одной из наиболее важных ее ступеней следует признать объединение способности к самовоспроизведению полинуклеотидов с каталитической активностью полипептидов. При возникновении жизни необходимо было участие как полинуклеотидов, так и полипептидов. Свойства каждого из них нуждались в дополнении свойствами другого. Так, способность нуклеиновых кислот к конвариантной редупликации не могла быть в полной мере реализована без каталитической функции белков. К тому же синтез самих белков путем удлинения пептидной цепочки не имел бы большого успеха без передачи ему стабильности хранением о нем «информации» в нуклеиновых кислотах. Наибольшие шансы на сохранение имели в ходе *предбиологического отбора те*, у которых способность к обмену веществ сочеталась со способностью к самовоспроизведению.

В дальнейшем усложнении обмена веществ существенную роль должны были играть катализаторы — различные органические и неорганические вещества и пространственно-временное разобщение начальных и конечных продуктов реакции. Все это не могло возникнуть до появления мембран. Образование мембранной структуры считается самым «трудным» этапом химической эволюции жизни. Хотя объединением полинуклеотидов и полипептидов в какой-то степени и была достигнута возможность самосборки самой системы, однако истинное существо (в виде клетки, пусть даже самой примитивной) не могло оформиться до возникновения мембранной структуры.

Биологические мембраны, как известно, составляют агрегаты белков и липидов, способные разграничить вещества от среды и придать упаковке молекул прочность. Мембраны могли возникнуть или в ходе формирования *коацерватов* (рис. 23), образующихся в воде при соприкосновении двух слабо взаимодействующих полимеров, или при адсорбции полимеров на поверхности глин.

Для перехода от коацерватов к истинно живому существу необходимо было не только наличие мембран, но и катализаторов химических процессов-ферментов. До этого момента способность к самовоспроизведению не обязательно могла быть связана с точной редупликацией нуклеиновых кислот. Самоудвоение их могло бы быть результатом постоянства соотношения скоростей разных

реакций обмена веществ, идущих с участием коферментов — катализаторов небелковой природы. В последующем, видимо, шел предбиологический отбор коацерватов и по способности накопления белковоподобных полимеров, ответственных за ускорение химических реакций. Результаты такого отбора фиксировались в строении нуклеиновых кислот. Все эти изменения привели к возникновению циклического обмена, характерного для живых существ:



В системе коацерватов не исключен и отбор самих нуклеиновых кислот по наиболее удачному сочетанию смысловой последовательности нуклеотидов, т. е. отбор по *генам*. Системы с удачно работающей (смысловой) последовательностью нуклеотидов в ДНК вправе называться живыми. В позднем архее (более 3 млрд. лет назад) возникла жизнь в виде примитивных существ — *протобионтов*, которые питались готовыми органическими веществами, синтезированными в ходе химической эволюции, т. е. были гетеротрофами. Но такой процесс не мог быть длительным, так как запасы этих веществ быстро исчерпывались, а скорость их синтеза абиогенным путем, наверно не соответствовала геометрической прогрессии размножения протобионтов. В этих условиях среди протобионтов должен был пойти отбор по способности синтеза органических веществ из неорганических соединений, используя вполне доступную энергию солнечного света — отбор на автотрофное питание. Можно предпо-

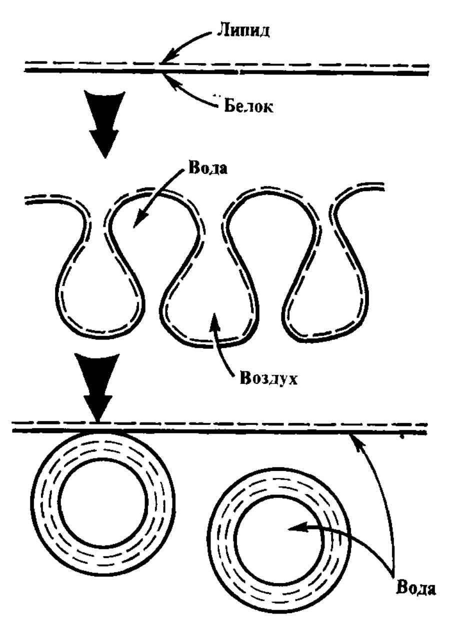


Рис. 23. Возможный путь формирования мембран при образовании коацерватов в «первичном бульоне» при зарождении жизни (из М. Кальвина, 1971)

лагать, что тысячи и тысячи раз в разных частях первичной протобиосферы Земли возникали и погибали протобионты. Переход к автотрофному питанию имел большое значение для эволюции жизни на Земле не только с точки зрения создания запасов органического вещества, но и для насыщения атмосферы кислородом (автотрофы в результате жизнедеятельности выделяют свободный кислород).

Все изложенное — не более как правдоподобные гипотезы возможных путей возникновения жизни. Эти или подобные процессы могли протекать не только на нашей планете, но и, видимо, в любом другом участке Вселенной. Но научно достоверной остается *возможность* возникновения жизни из неорганических веществ посредством действия физических факторов среды и действия предбиологического отбора.

Итак, жизнь на нашей планете тем или иным способом возникла. Каковы же дальнейшие основные вехи в развитии собственно живого?

Но прежде чем перейти к рассмотрению основных этапов развития жизни на Земле, необходимо дать хронологию Земли.

Хронология Земли

Геологическая история Земли подразделяется на крупные промежутки — *эры*; эры — на *периоды*, периоды — на *века*. Выделение этих подразделений связано с событиями, протекавшими на Земле и влиявшими на очертания морей и материков, горообразовательные процессы, изменения климата и т. д. Изменения абиотической среды не могли не сказаться на эволюции органического мира на Земле.

Существует ряд способов определения абсолютного возраста верхних слоев Земли. Самый распространенный — определение возраста по периоду радиоактивного полураспада урана, превращающегося в свинец. Соотношение атомов урана и свинца в породе позволяет определить возраст породы. Точность этого метода составляет несколько миллионов лет. Возраст более молодых пород определяют по содержанию радиоактивного углерода ^{14}C (точность — несколько десятков тысяч лет). Учет изотопов кислорода, входящих в состав $CaCO_3$, составляющих раковину моллюсков, позволяет определить даже температуру воды, в которой жил вымерший вид моллюсков и т. п. Изучая направление магнитных линий, связанных с положением магнитных полюсов в момент застывания расплавленных пород, можно восстановить расположение материков относительно полюсов в разные эпохи. В табл. 1 приведена геохронологическая шкала Земли, составленная по современным данным.

Современные методы изучения прошлого Земли позволяют все более и более точно восстанавливать ее историю.

Таблица 1 **Хронологическая шкала Земли**

Эры	Периоды	Века	Длительность, млн. лет	Время от начала до наших дней, млн. лет
Кайнозой	Четвертичный (Антропоген)	Голоцен Плейстоцен	0,02—0,01 2,0—3,0	до 3
	Неоген	Плиоцен Миоцен	5 19 } 24	27
	Палеоген	Олигоцен Эоцен Палеоцен	11 16 } 40 13	67
Мезозой	Мел Юра Триас		70 58 35	230
Палеозой	Пермь Карбон Девон Силур Ордовик Кембрий		55 65—75 60 30 60 70	570
Протерозой	Верхний Средний Нижний		1030 300 700	1600 1900 2600
Архей			>900	>3500

Основные группы организмов

В органическом мире Земли можно выделить несколько крупных групп существ, имеющих общее происхождение, доказываемое наличием фундаментальных черт сходства в строении представителей. К таким чертам относятся: конвариантная редупликация, обмен веществ, способность к росту и развитию (онтогенез), общность механизмов реализации наследственной информации (от гена до признака).

Подавляющее большинство ныне живущих организмов (кроме вирусов и фагов) состоит из клеток. По признаку клеточного строения все живые организмы делятся на доклеточные и клеточные. Все клеточные подразделяются на четыре царства: безъядерные (бактерии, цианеи, или «синезеленые»), растения (багрянки, настоящие водоросли, высшие растения), грибы (низшие и высшие и, наконец, животные (простейшие и многоклеточные). Безъядерные, видимо, относятся к самым древним формам жизни на Земле

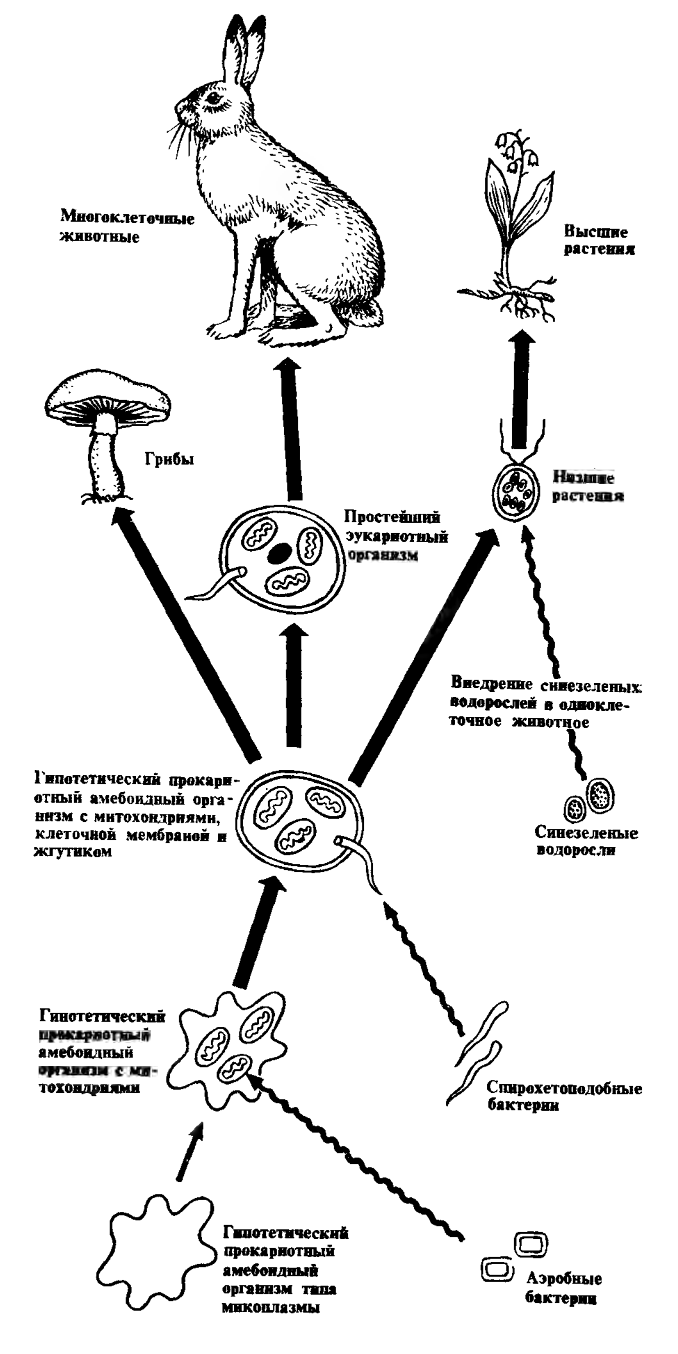


Рис. 24. Гипотетическая схема основных этапов эволюции эукариотих организмов на основе симбиогенеза (по А. Л. Тахтаджяну, 1972)

Первые этапы эволюции жизни на Земле, согласно современным представлениям, оказываются связанными, с одной стороны, с переходом от первичной гетеротрофности (первые протобионты использовали в качестве пищи органические вещества «первичного бульона») к хемосинтезу (анаэробной хемоавтотрофии), затем к возникновению автотрофного питания у растений и, наконец, к вторичному гетеротрофному питанию у животных.

Важнейшим этапом эволюции жизни на Земле было возникновение фотосинтеза. Благодаря фотосинтезу в каждый последующий момент на поверхности Земли накапливалось все больше и больше энергии солнечного света в органическом веществе, что способствовало ускорению биологического круговорота веществ и эволюции органического мира в целом. Первыми организмами, способными жить в присутствии свободного кислорода, были цианеи (иногда неправильно называемые «синезелеными», к водорослям — растениям — они не относятся).

В результате активной жизнедеятельности цианей на протяжении сотен миллионов лет из океана в атмосферу Земли стал выделяться кислород. Это должно было способствовать появлению новых форм бактерий, способных жить в таких условиях. На каком-то еще геохронологически точно не определенном этапе развития биосферы планеты произошли события, имевшие принципиальное значение для всей дальнейшей эволюции живого.

Можно строить только гипотезы относительно возможных путей происхождения четырех основных царств живой природы. Одной из интересных является гипотеза симбиогенеза, которая в последние десятилетия находит все больше и больше подтверждений (рис. 24).

Рассмотрим основные пути исторического развития основных групп органического мира Земли — царства животных и царства растений, наиболее изученных с этой точки зрения. Развитие их достаточно хорошо документировано (в отличие от царств грибов и предъядерных).

Основные пути эволюции растений

Число видов ныне существующих растений достигает более 500 000, из них цветковых примерно 300 000 видов. Первыми автотрофами на нашей планете, видимо, были зеленые водоросли и цианеи. Остатки их находят изредка в породах архейского возраста (более 2600—2500 млн. лет назад). В протерозое в морях обитало много разных представителей зеленых и золотистых водорослей. В протерозое, видимо, появились прикрепленные ко дну формы водорослей.

В протерозое на поверхности безжизненной тогда суши создается почва как особое биокосное тело, возникшее в результате взаимодействия абиотических (минералы, климатические факторы) и биотических (присутствием бактерий и цианей) условий. Почво-

ообразовательные процессы в протерозое подготовили дальнейший выход настоящих растений на сушу. В палеозое (570—230 млн. лет назад) в царстве растений происходит крупное эволюционное событие: растения выходят на сушу. В первые периоды этой эры растения по-прежнему населяют в основном моря. Среди прикрепленных ко дну встречаются зеленые и бурые водоросли, а в толще воды диатомовые, золотистые, эвгленовые и другие водоросли.

В конце ордовика и начале силура (500—440 млн. лет назад) отмечено появление первых наземных растений — псилофитов, которые покрывали сплошным зеленым ковром прибрежные участки суши. Это было важным эволюционным шагом. Происходят перестройки в проводящей системе и покровных тканях: у псилофитов появляются проводящая сосудистая система со слабо дифференцированной ксилемой и флоэмой, кутикула и устьица. Псилофиты оказались и более надежно прикрепленными к субстрату с помощью дихотомически разветвленных нижних осей: у некоторых из них обнаружены примитивные листья. Псилофиты занимали промежуточное положение между наземными сосудистыми растениями и водорослями: внешне были похожи на водоросли, тело не было дифференцировано на вегетативные органы и имело большую испаряющую поверхность.

Дальнейшая эволюция растений в наземных условиях привела к усилению компактности тела, появлению корней, развитию эпидермальной ткани с толстостенными, пропитанными восковидным веществом клетками, замене трахеид сосудами, изменению способов размножения, распространения и т. д. Самая примитивная сосудистая система состояла из трахеид. Переход от трахеид к сосудам — приспособление к засушливым условиям; с помощью сосудов создается возможность быстрого поднятия воды на большие высоты. Переход к сосудам начался в корнях, в стеблях, затем в листьях.

Начальные этапы эволюции наземных растений связаны с возникновением архегониальных форм: мохообразные, папоротникообразные и голосеменные. У всех этих групп женский половой орган представлен архегонием. Предполагают, что архегониальные произошли от каких-то бурых водорослей. При выходе на сушу защита гаметангиев водорослей от иссушения обеспечивалась преобразованием их в архегоний. Этому способствовало изменение формы гаметангиев и образование у них многослойных стенок.

С момента выхода на сушу растения развиваются в двух основных направлениях: гаметофитном и спорофитном. Гаметофитное направление было представлено мохообразными, а спорофитное — остальными высшими растениями, включая цветковые. Спорофитная ветвь оказалась более приспособленной к наземным условиям: особого развития достигает корневая система, усложняется и усовершенствуется проводящая система, заметно совершенствуются покровные и механические ткани, а также способы размножения (см. ниже). Уже в девоне встречаются пышно развитые леса из хвощей, плаунов, папоротникообразных и древних

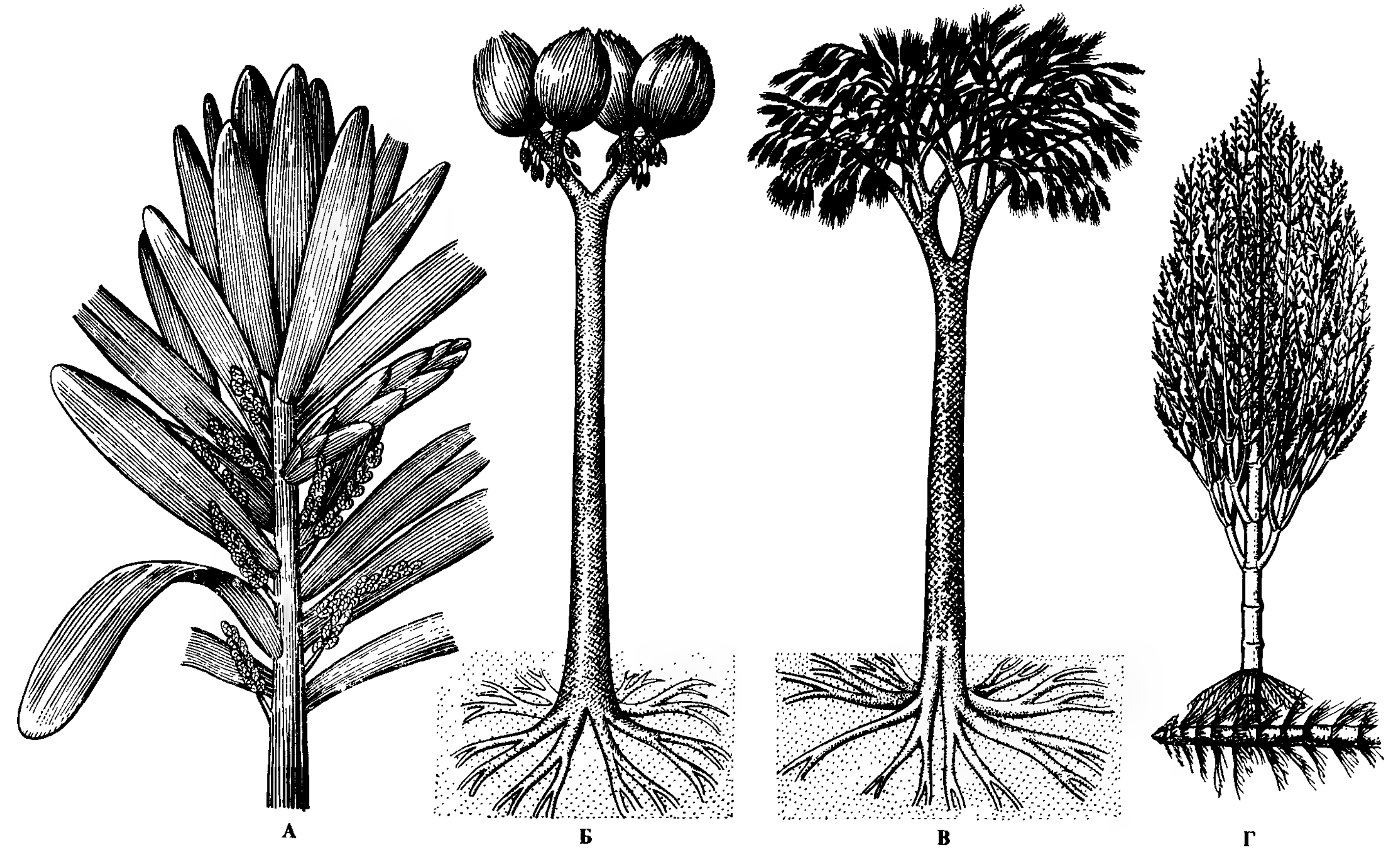


Рис. 25. Некоторые ископаемые растения. *А* — кордаит (*Cordaites levis*); *Б* — сигиллярия (*Sigillaria*); *В* — лепидодендрон (*Lepidodendron*); *Г* — каламит (*Calamites*) (по Л. А. Курсанову и др., 1951; Л. Кужничке и А. Урбанеку, 1967)

олосеменных — кордаитов (рис. 25). Эти леса еще более распространяются в карбоне, характеризующемся увлажненным и равномерно теплым климатом в течение всего года. Мощные споровые растения — лепидодендроны и сигиллярии — достигали 40 м высоты. В карбоне же получили развитие первые семенные — голосеменные: птеридоспермы, древесные кордаиты и гинкговые.

Генеральная линия эволюции папоротникообразных на суше шла по пути преобразования спорофита (бесполое поколение). Он у папоротниковидных достиг совершенства как по разнообразию форм (деревья, кустарники и травы), так и по строению. В засушливых условиях гаметофит (половое поколение) стал уже помехой из-за необходимости капельножидкой воды для переноса гамет. Поэтому не удивительна редукция гаметофита и значительное развитие спорофита в ходе дальнейшей эволюции наземных растений.

Одним из важных эволюционных приобретений считается появление разноспоровых папоротников, предвестников семенных растений. Начиная с лепидодендрона, у некоторых плауновидных (селагинелла), папоротников и семенных папоротников закрепляется *разноспоровость*; в пазухах спорофиллов развиваются мега- и микроспорангии. Такое событие отмечено в силуре — девоне, т. е. примерно 400 млн. лет назад. Мегаспорангии имели 4 мегаспоры, а микроспорангии — множество микроспор. Дифференциация спорангиев и спор привела к появлению разных размеров гаметофитов (включая и очень мелких) и разобщению мужского и женского гаметофитов, что в конечном итоге оказало влияние на редукцию гаметофита (гаплоидного тела). Редукция гаметофита способствовала удлинению диплоидной фазы развития организма, удлинению и усложнению процессов дифференциации и онтогенеза. Не случайно, что первые разноспоровые достигали гигантских размеров; это — сигиллярии, лепидодендроны, гигантские папоротники, каламиты.

В карбоне и перми (около 300 млн. лет назад) расцветают голосеменные, а лепидодендроны, кордаиты и сигиллярии вымирают. Важнейшим событием в жизни голосеменных является превращение мегаспорангия в семязачаток, семяпочку, с защитными покровами — интегументами — и полное освобождение у части из них (хвойных) процесса полового размножения от воды. Микроспорангии у голосеменных превращаются в гнезда пыльника. Спермии у некоторых голосеменных неподвижны, и перенос их к архегониям осуществляется пыльцевой трубкой. Потеря мужским гаметофитом самостоятельности привела к редукции его до пыльцевой трубки с вегетативным ядром и двумя сперматозоидами. Опыление у голосеменных осуществляется ветром, и после оплодотворения семязачаток превращается в семя. Заметим, что семя появляется у семенных папоротников еще в девоне, т. е. задолго до развития цветка. Переход к семенному размножению связан с рядом эволюционных преимуществ: зародыш в семенах защищен от неблагоприятных условий наличием покровов и обеспечен пищей, имеет диплоидное число хромосом, а семена имеют приспособле-

ния для распространения животными и др. Эти и другие преимущества способствовали широкому распространению семенных растений.

В мезозое (230—137 млн. лет назад) проходят горообразовательные процессы; появляются горы Урала, Тянь-Шаня, Алтая, идет дальнейшее иссушение климата и сокращение площади океанов и морей. В триасе отмечено развитие пустынь, вымирание гигантских папоротников, древовидных хвощей, кордаитов и плаунов. В это же время расцветают саговниковые и другие голосеменные. В юрском периоде их расцвет продолжается, но появляются беннетитовые (прообраз цветковых растений). В юре же идет вымирание семенных папоротников и появляются первые покрытосеменные растения.

Происхождение покрытосеменных часто связывают с голосеменными; прародиной их предположительно считают тропические страны, где ныне сосредоточено около 80% древесных покрытосеменных. Считается, что цветковые растения впервые появились в горах на территории, соответствующей современной Юго-Восточной Азии, где и теперь очень много примитивных цветковых.

Покрытосеменные делятся на двудольных и однодольных. Филогенетические взаимоотношения основных групп растений представлены на рис. 26. Одно- и двудольные очень рано отделились от общего предка и в дальнейшем развивались самостоятельно. Происхождение однодольных связывают с редукцией одной из семядолей, что, по-видимому, было обусловлено общим упрощением и сокращением их онтогенеза при переходе к аридным условиям.

Цветковые растения, постепенно распространяясь, завоевывают все материки, что связано с рядом их преимуществ. Покрытосеменные имеют сильно развитую проводящую систему, цветок и плод, у них наблюдается дальнейшая редукция гаметофита, зародыш снабжается запасами пищи (триплоидный эндосперм, возникающий в результате двойного оплодотворения), увеличивается в размерах, семезачаток находится под покровом плодолистиков, развитие зародыша и семени происходит быстрее, развивается семенная кожура и т. д. Покрытосеменные побеждают в борьбе за сушу; немаловажную роль в этом играл цветок, разнообразный по форме, окраске и аромату, что обеспечивает привлечение насекомых — опылителей.

В процессе эволюции покрытосеменных цветок (основной отличающий их орган) претерпевает значительные изменения. Ось цветка — цветоложе — постепенно укорачивается, междоузлия сближаются, спиральное расположение частей цветка переходит в циклическое, происходит процесс уменьшения числа однозначных частей (олигомеризация). Происхождение цветка связывают с преобразованием энтомофильного стробила при участии насекомых; при этом возникают плодолистики, защищающие семезачаток от неблагоприятных физических факторов и играющие роль в опылении. Первые примитивные энтомофильные цветки привлекали насекомых обилием пыльцы, что одновременно способствовало пе-

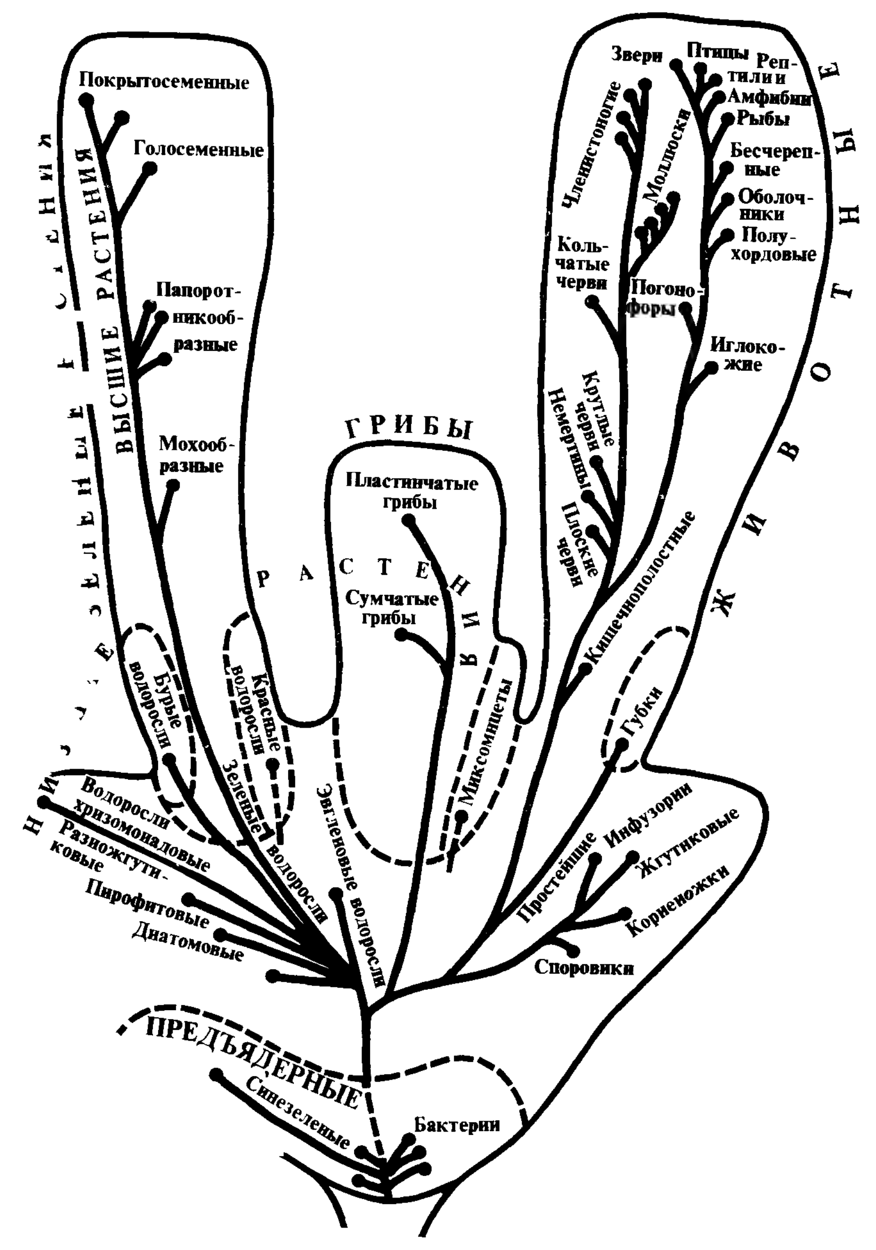


Рис. 26. Схема взаимоотношений основных групп растений, грибов, животных и предъядерных форм (по данным разных авторов из Н. В. Тимофеева-Ресовского и др., 1969)

рекрестному опылению. Преимущество получили те растения, у которых перекрестным опылением достигалась высокая наследственная пластичность потомства, большая вероятность опыления и завязываемости семян. В дальнейшем отбор растений пошел по пути привлечения опылителей с помощью нектара, аромата, окраски и специализации цветков на опыление определенными видами насекомых. При этом отбор шел как по растениям, так и по насекомым (см. гл. 11). У цветковых растений достигается высокая специализация и совершенство опыления. В этом эволюционном новшестве, как выяснено, заложена одна из причин высокой эволюционной пластичности цветковых растений, приведшая к образованию их разнообразия. У цветковых даже деревья, в отличие от голосеменных, представлены множеством разнообразных форм. Цветковые также более способны использовать среду путем быстрого развития и накопления органического вещества.

Кайнозой (начало 67 млн. лет назад) — время расцвета покрытосеменных. В начале кайнозойской эры еще удерживается теплый климат. В неогене и палеогене (67—3 млн. лет назад) формируются Анды, Пиренеи, Гималаи, обособливаются Средиземное, Черное, Каспийское и Аральское моря. Формируются близкие к современным ботанико-географические области. На севере голарктической флоры преобладали хвойные, на юге — каштаново-буковые леса с участием гигантских секвой и гинкго. Вся Европа была покрыта пышными лесами теплого и умеренного климатов, включавшими дуб, березу, сосну, каштан, бук, виноград, орех и др. Леса достигали наибольшего распространения на Земле. В тропической флоре этого периода были представлены фикусы, лавровые, гвоздичные, эвкалипты, виноград и др.

В четвертичном периоде кайнозойской эры (2—3 млн. лет назад) увеличилось количество осадков и наступило оледенение значительной части Земли, вызвавшее отступление теплолюбивой третичной растительности на юг, а местами полное ее вымирание, возникновение холодоустойчивых травянистых и кустарниковых растений. На огромных территориях леса сменяются степью, полупустыней и пустыней, формируется ксерофитная и эфемерная растительность с выраженной сезонностью в цикле развития, складываются современные фитоценозы.

Таким образом, растительность нашей планеты постоянно менялась, приобретая все более современные черты. Изменения растительности обусловлены климатическими преобразованиями, хотя эту связь не всегда можно проследить. Так, за четвертичный период и предшествовавшие 10—15 млн. лет не отмечено появления новых порядков и семейств растений, хотя климат за это время сильно изменился.

Основные черты эволюции царства растений следующие:

1. Переход от гаплоидности к диплоидности. У многих водорослей все клетки (кроме зиготы) гаплоидны. У более высокоорганизованных водорослей (бурые и др.) наряду с гаплоидными существуют и диплоидные особи. У мхов преобладает гаплоидное

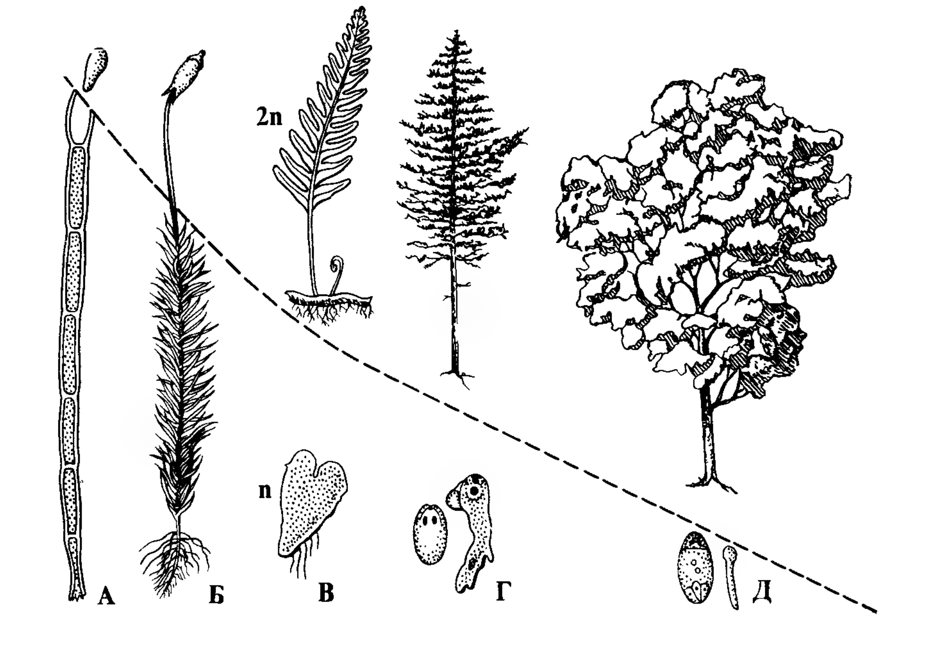


Рис. 27. Схема эволюционных изменений растений в направлении увеличения размеров и значения бесполого поколения (2*n*) и редукции размеров полового поколения (*n*): *А* — водоросли; *Б* — мхи; *В* — папоротники; *Г* — голосеменные; *Д* — покрытосеменные (по К. Вилли, 1968)

поколение при сравнительно слабом развитии диплоидного. У папоротников преобладает диплоидное поколение, однако и у них гаплоидное поколение (гаметофит) еще представлено самостоятельным образованием, у голосеменных и покрытосеменных наблюдается полная редукция гаметофита и переход к диплоидной фазе (рис. 27).

2. Освобождение процесса полового размножения от наличия капельножидкой воды, потеря подвижности мужских гамет, редукция гаметофита и сильное развитие спорофита, переход от наружного оплодотворения к внутреннему, возникновение двойного оплодотворения.

3. Дифференциация тела с переходом к наземным условиям: деление на корень, стебель и лист, развитие сети проводящей системы, совершенствование покровных, механических и других тканей.

4. Специализация опыления (с помощью насекомых) и распространение семян и плодов животными. Усиление защиты зародыша от неблагоприятных условий: обеспечение пищей, образование покровов и др.

Пути эволюции животных

Царство животных не менее разнообразно, чем царство растений, а по числу видов животные превосходят растения. Описано около 1 500 000 видов животных (из них около 1 200 000 видов — членистоногих, 80 000 — моллюсков, 40 000 — хордовых животных).

Начало царства животных в ископаемых остатках не прослеживается. Первые достоверные остатки животных находят в морских отложениях протерозоя, возраст которых превышает 800 млн. лет. Первые многоклеточные животные представлены сразу несколькими типами: губки, кишечнополостные, плеченогие, членистоногие.

В морях кембрийского периода (500—570 млн. лет назад) уже существовали все основные типы животных (кроме хордовых). Облик фауны определяли многочисленные примитивные ракообразные (очень похожие на современных мечехвостов), губки, кораллы, иглокожие, разнообразные моллюски, плеченогие, трилобиты (рис. 28). После кембрия эволюция животных характеризовалась лишь специализацией и совершенством основных типов. Исключение составляют позвоночные, первые остатки которых обнаружены в ордовике (около 450 млн. лет назад). Это были так называемые щитковые — существа, отдаленно сходные с современными круглоротыми (миноги, миксины), но покрытые со спинной стороны мощно развитыми костными пластинами. Предполагают, что они защищали первых позвоночных от огромных хищных ракообразных водных скорпионов.

В теплых и мелководных морях ордовика обитали многочисленные кораллы, значительного развития достигали головоногие моллюски — существа, похожие на современных кальмаров, длиной в несколько метров.

Силурийский период (начало около 440 млн. лет назад) ознаменовался важными событиями не только для растений (см. выше), но и для животных. Появились животные, дышащие воздухом. Первыми обитателями суши были паукообразные, близкие по строению к современным скорпионам. Тем временем в водоемах происходило бурное развитие разнообразных низших позвоночных, и прежде всего панцирных рыб. Предполагается, что первые позвоночные возникли в мелководных пресных водоемах. Постепенно, в течение девона, эти пресноводные формы завоевывают моря и океаны. В девоне же возникают двоякодышащие, кистеперые и лучеперые рыбы. Все они были приспособлены к дыханию в воде, но и обладали легкими. До наших дней дожили некоторые виды двоякодышащих (рис. 29), лучеперые дали начало современным костистым рыбам, а кистеперые — первичным земноводным (стегоцефалам). Стегоцефалы появились в верхнем девоне; примерно в это же время возникает другая чрезвычайно прогрессивная группа животных — насекомые.

В развитии линий позвоночных и беспозвоночных проявились две совершенно разные тенденции в решении одних и тех же за-

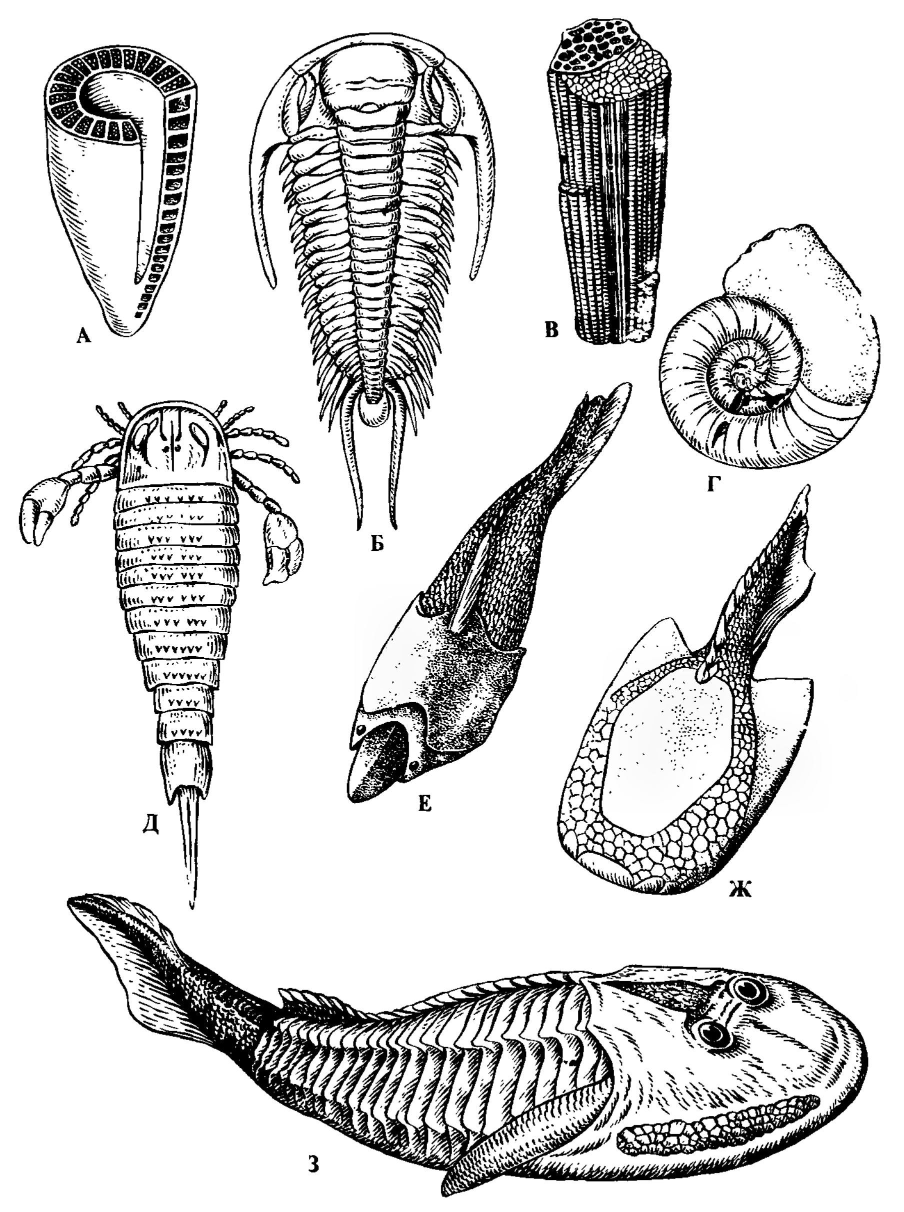


Рис. 28. Фауна кембрия, ордовика и силура. *А* — скелет археоциат; *Б* — древнейший представитель членистоногих — трилобит; *В* — скелет коралла; *Г* — раковина головоногого моллюска; *Д* — ракоскорпион; *Е—З* древнейшие позвоночные — бесчелюстные и панцирные «рыбы» (по данным разных авторов из Н. В. Тимофеева-Ресовского и др., 1969)

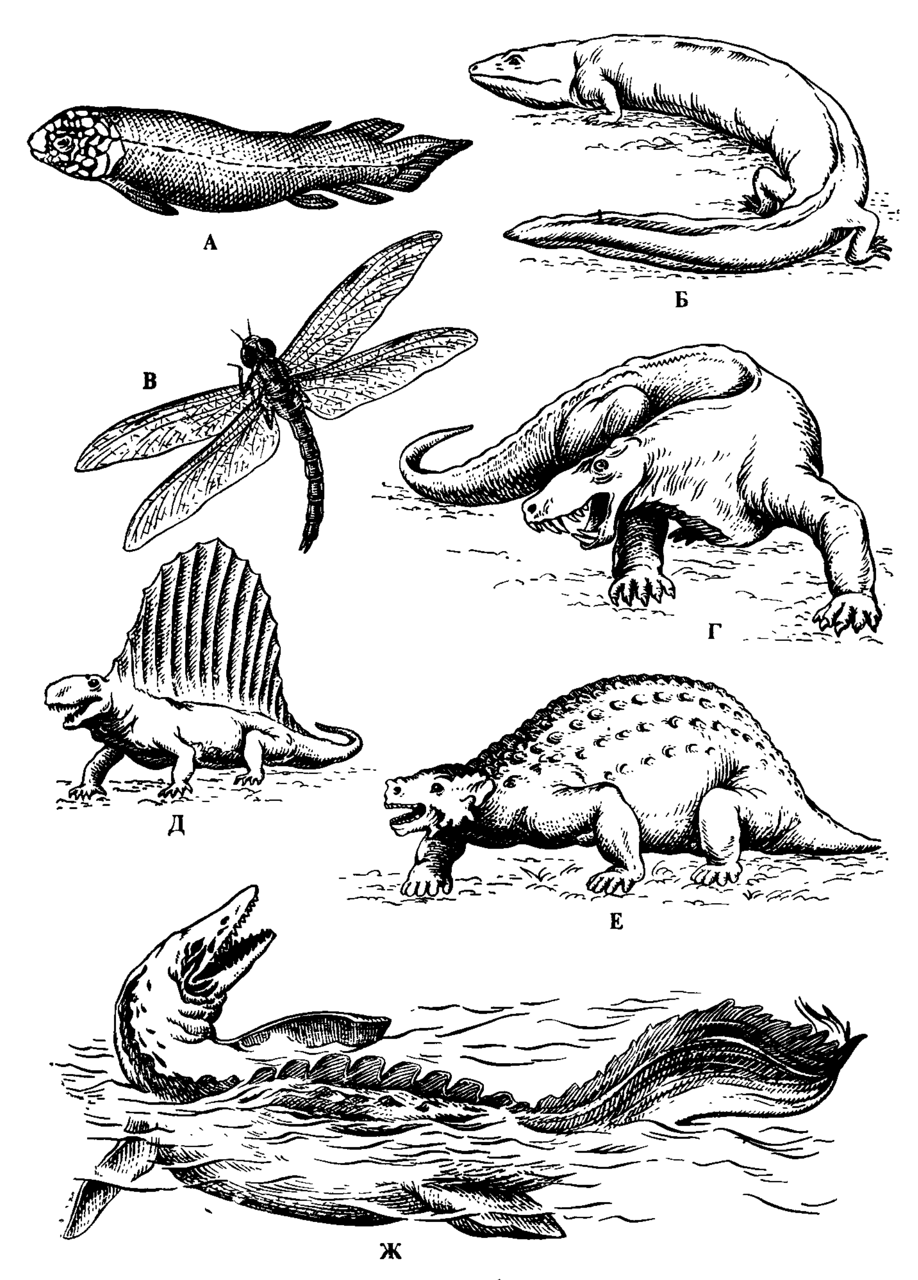


Рис. 29. Фауна девона, карбона и перми: *А* — двоякодышащая рыба; *Б* — древнейшее земноводное — стегоцефал; *В* — стрекоза; *Г—Ж* — древнейшие пресмыкающиеся (по данным разных авторов из Н. В. Тимофеева-Ресовского и др., 1969)

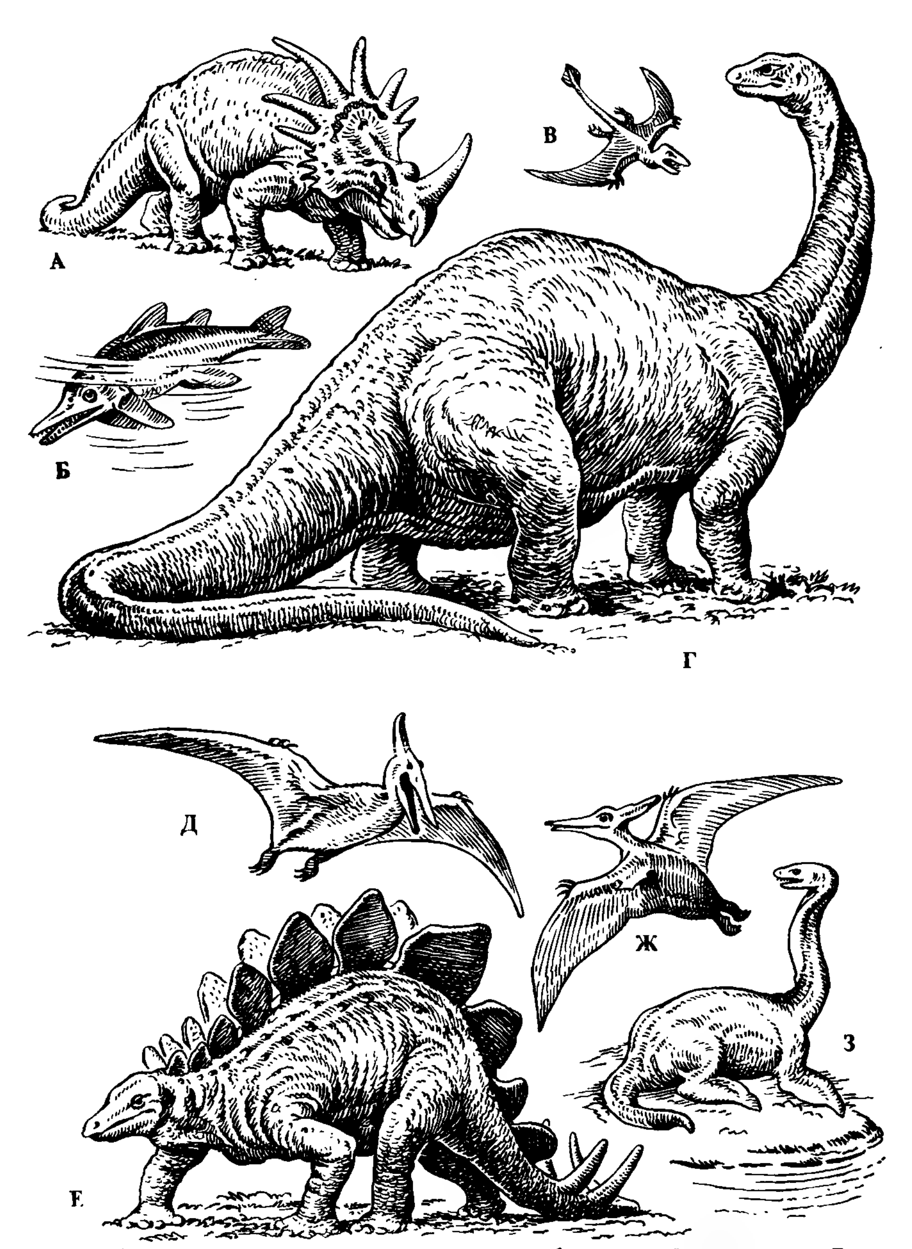


Рис. 30. Некоторые пресмыкающиеся мезозоя. *А* — рогатый динозавр; *Б* — ихтиозавр; *В* — летающий хвостатый ящер (рамфоринхус), *Г* — бронтозавр; *Д—Ж* — летающие бесхвостые ящеры (птерозавры); *Е* — стегозавр, *З* — плезиозавр (по данным разных авторов из Н. В. Тимофеева-Ресовского и др., 1969)

дач. Переход в воздушную среду из водной потребовал укрепления основных несущих органов и всего тела в целом. У позвоночных роль каркаса играет внутренний скелет, у высших форм беспозвоночных — насекомых — наружный скелет. Развитие в среде, требовавшей все более сложных поведенческих реакций, решалось в этих двух ветвях древа жизни двумя принципиально разными способами. У насекомых чрезвычайно сложная нервная система, с разбросанными по всему телу огромными и относительно самостоятельными нервными центрами, преобладание врожденных реакций над приобретенными. У позвоночных — развитие огромного головного мозга и преобладание условных рефлексов над безусловными.

В каменноугольном периоде появляются первые пресмыкающиеся (см. рис. 29), что определило начало активного завоевания суши позвоночными. Рептилии, благодаря сухим прочным покровам, яйцам, покрытым твердой скорлупой и не боящихся высыхания, были мало связаны с водоемами. В этом периоде возникают и достигают значительного развития такие древнейшие группы насекомых, как стрекозы и тараканы.

В следующем — пермском — периоде (начало около 285 млн. лет назад) начинают исчезать стегоцефалы и широко распространяются различные рептилии. От примитивных рептилий из группы цельночерепных в это время развивается ветвь пеликозавров, приведшая несколько позже — через терапсид — к возникновению млекопитающих.

В конце палеозоя (около 250 млн. лет назад) происходит значительное иссушение климата. Поэтому бурное развитие претерпевают разнообразные рептилии; до наших дней из триасовых рептилий дожили гаттерия и черепахи. Некоторые рептилии становятся хищными, другие — травоядными, третьи — вторично возвращаются в водную среду (рис. 30), обеспечивающую им пищу в виде многочисленных форм костистых рыб и головоногих моллюсков. Однако особенно сильного развития достигают морские рептилии в юре (ихтиозавры, плезиозавры). Тогда же пресмыкающиеся осваивают и воздушную среду — возникают птеродактли, видимо, охотившиеся на многочисленных и крупных насекомых. В юрском же периоде от одной из ветвей рептилий возникают птицы; первые птицы причудливо сочетали признаки рептилий и птиц (см. рис. 5, *В*).

В меловом периоде (начало — 137 млн. лет назад) продолжается специализация рептилий: возникают гигантские растительноядные динозавры, встречаются летающие ящеры с размахом крыльев до 20 м. Знаменательные события происходят и в мире насекомых — начинается активная параллельная эволюция энтомофильных растений и насекомых — опылителей. Здесь происходит процесс вымирания аммонитов, белемнитов, морских ящеров. В связи с сокращением пространств, занятых богатой прибрежной растительностью, вымирают растительноядные динозавры, а следом — и охотившиеся на них хищные динозавры. Лишь в тропи-

еском поясе сохраняются крупные рептилии (крокодилы). В условиях похолодания исключительные преимущества получают теплокровные животные — птицы и млекопитающие, которые пышно расцветают в следующем периоде — кайнозое.

Кайнозой (начало — 67 млн. лет назад) время расцвета насекомых, птиц и млекопитающих. В самом начале кайнозоя — неогене и палеогене — возникают плацентарные млекопитающие. В палеоцене и эоцене от насекомоядных происходят первые хищные. В это же время или несколько позже первые млекопитающие начинают завоевывать море (китообразные ластоногие, сиреновые). От древних хищных происходят копытные, от насекомоядных обособляется отряд приматов. К концу неогена и палеогена встречаются уже все современные семейства млекопитающих, на обширных открытых пространствах саванн Африки появляются многочисленные формы обезьян, многие из которых переходят к прямохождению. Одна из групп таких обезьян — австралопитеки, жившие около 10—2 млн. лет назад, дали начало ветви, ведущей к роду Человек (см. гл. 17).

В кайнозое особенно четко проявляются тенденции в развитии самых прогрессивных ветвей древа жизни животных, ведущих к возникновению стайного, стадного образа жизни (что является ступенькой к возникновению более высокой и комплексной, чем биологическая, — социальной — формы движения материи). И здесь наблюдается ряд принципиально разных решений, найденных в ходе эволюции.

У общественных насекомых (муравьи, пчелы, термиты) возникновение социабильности связано со все большей потерей индивидуальности; у позвоночных (млекопитающие), напротив, возникновение общества приводит к наибольшему раскрытию уникальных индивидуальных черт, присущих особи.

В последнем, четвертичном или антропогеновом, периоде кайнозоя, который продолжается на протяжении последних трех миллионов лет, наблюдались резкие изменения климата нашей планеты, в основном связанные с постепенным похолоданием. На этом общем фоне неоднократно повторялись фазы особенно резкого похолодания при которых в средних широтах Северного полушария возникали значительные оледенения суши.

Максимального распространения материковые оледенения достигали во время среднего плейстоцена — около 250 тыс. лет назад. В это время площадь ледников на Земле увеличивалась примерно втрое сравнительно с современной и материковые льды достигали широт Волгограда на Восточно-Европейской равнине и Оклахомы на Великих равнинах Северной Америки. Под воздействием таких огромных массивов льдов резко изменялась циркуляция атмосферы, и возникал своеобразный ландшафт, сочетавший признаки тундры и степи при резком сужении лесной зоны умеренного пояса. «Ледниковая» фауна в эти периоды распространялась далеко на юг. Так, например, на Северном Кавказе и в Крыму встречались мамонты, шерстистые носороги, овцебыки,

северные олени, песцы, лемминги, полярные куропатки. Эти виды соседствовали с большерогими оленями, бизонами, антилопами.

В ледниковые периоды увлажнялись зоны пустынь и полупустынь тропического и субтропического поясов (в Сахаре, например, обитали в такие периоды крокодилы и бегемоты).

Во время межледниковых периодов климат становился близким к современному (иногда и теплее), и восстанавливалась современная зональность. На территории Европейской части СССР в плейстоцене насчитывается по крайней мере пять таких ледниковых периодов.

Огромное значение для эволюции современной фауны имело то обстоятельство, что одновременно с наступлением ледниковых периодов происходили значительные колебания уровня Мирового океана: в разные периоды этот уровень понижался на 85—120 м сравнительно с современным (в результате расходования массы воды на образование ледников). При таких колебаниях уровня океана обнажалась большая часть материковой отмели Северной Америки и Северной Евразии. Это в свою очередь вело к появлению сухопутных «мостов» типа Берингийской суши (см. рис. 8), соединявшей Северную Америку и Северную Евразию, соединению Британских островов с европейским материком и т. п. По таким «мостам» происходил широкий обмен видами, приведший к формированию современной, хорошо известной нам фауны материков. Изменения климата и колебания уровня Мирового океана происходили и в самом конце четвертичного периода — в голоцене, длящемся последние 10 тыс. лет. Так, например, в Европе 5—6 тыс. лет назад климат был заметно теплее современного. Однако эти изменения климата уже не играли столь значительной роли в изменении видового состава животного мира, какую стал играть Человек, не только уничтоживший многие виды животных и растений (по некоторым подсчетам человек к середине XX в. уничтожил более 200 видов животных), но и создающий новых домашних животных, и ставящий сейчас грандиозную задачу управления эволюционным процессом (подробнее см. часть V).

В четвертичном периоде вымерли многие виды млекопитающих: мамонт, саблезубый тигр, шерстистый носорог, гигантский наземный ленивец и др.

В эволюции животных можно наметить несколько магистральных направлений развития.

1. Возникновение многоклеточности и все большее дифференцирование всех систем органов.

2. Возникновение твердого скелета (наружного — у членистоногих, внутреннего — у позвоночных).

3. Развитие центральной нервной системы. Два принципиально разных и чрезвычайно эффективных эволюционных «решения»: у позвоночных развитие головного мозга, основанного на обучении и условных рефлексах; у насекомых — развитие нервной системы, связанной с наследственным закреплением любого типа реакций по типу инстинктов.

4. Развитие социальности в ряде ветвей древа животных, с разных сторон подходящих к рубежу, отделяющему биологическую форму движения материи от социальной формы движения. Перешагнуть этот рубеж смогла лишь одна ветвь приматов — род Человек.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы кратко рассмотрели пути и основные результаты того грандиозного планетарного процесса, который называется биологической эволюцией. До сих пор остаются гипотетичными конкретные пути возникновения жизни на Земле. Однако научно доказанным является сама возможность возникновения живого на основе процессов химической эволюции через «предбиологическую» стадию.

Результаты разнообразных исследований позволяют уточнить и обобщить наши знания путей возникновения к развития основных групп живых организмов на Земле. Четыре царства живой природы — доядерные, растения, грибы и животные, имеют общее происхождение, связанное с жизнью в первичном океане, но дальнейшие пути развития этих основных стволов древа жизни совершенно различны и по направлениям, и по результатам.

По мере развития все новых групп организмов происходит многократное усложнение среды жизни — биосферы — и эволюция одних групп оказывается тесно связанной с эволюцией других. Увеличивающееся разнообразие жизни становится причиной дальнейшего увеличения многообразия форм.

* * *

Наиболее общим и специфическим свойством живого является способность к самовоспроизведению, способность к конвариантной редупликации на основе матричного принципа. Эта способность вместе с другими особенностями живых существ определяет существование четырех основных уровней организации живого (молекулярно-генетического, онтогенетического, популяционно-видового и биогеоценотического).

Все уровни организации жизни находятся в сложном взаимодействии как части единого целого. В то же время на каждом уровне действуют свои закономерности, определяющие особенности эволюции всех форм организации живого. Способность к эволюции выступает как атрибут жизни, непосредственно вытекающий из уникальной способности живого к самовоспроизведению дискретных биологических единиц. Специфические свойства жизни обеспечивают не только воспроизведение себе подобных (наследственность), но и необходимое для эволюции изменение самовоспроизводящихся структур (изменчивость).

Огромное число фактов из самых разных областей биологии свидетельствует, что процесс эволюции реально осуществлялся на

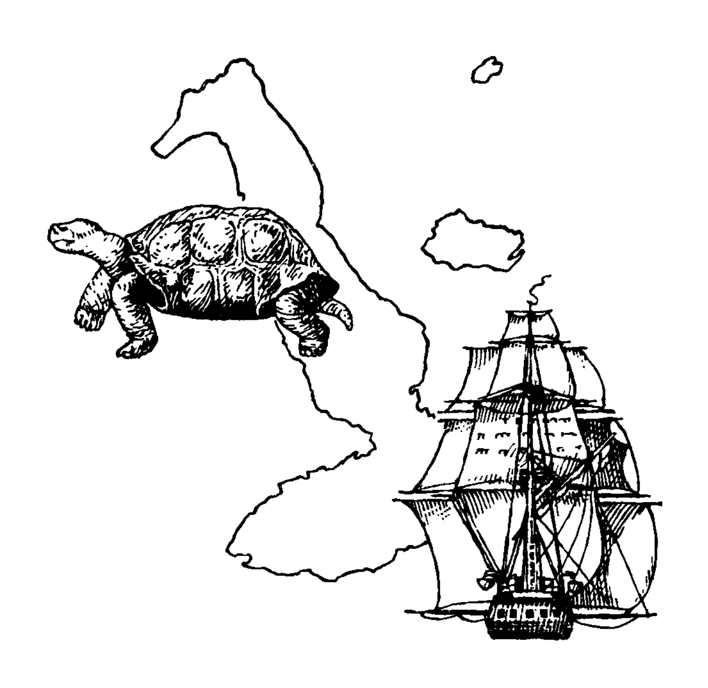
протяжении нескольких миллиардов лет существования Земли. Эти доказательства эволюции, являясь зачастую и методами изучения эволюционного процесса, позволяют выяснять существенные черты эволюции любой группы живых организмов в прошлом, восстанавливать пути и направления развития целых сообществ живых организмов, воссоздавать общую картину эволюционного развития больших пространств нашей планеты. Палеонтологические, биогеографические, морфологические, эмбриологические и другие методы исследования, используемые в совокупности, позволяют проследить развитие жизни как планетарного явления. Данные молекулярной биологии, биохимии, биогеоценологии позволяют создать модель первых этапов возникновения жизни и образования биосферы Земли.

Ныне эволюция жизни на Земле — неоспоримый факт. В чем же причины эволюции живого, каковы движущие силы и закономерности этой эволюции? Рассмотрение и анализ этих вопросов составляют основное содержание современной теории эволюции.

* * *

ЧАСТЬ II

КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИДЕЙ



* * *

Эволюционные идеи — представления об историческом развитии наблюдаемого разнообразия жизни — возникали еще тысячелетия назад. Все более обогащаясь фактами в процессе развития естествознания, эти идеи привели к формированию в конце XVIII в. эволюционного *учения*. Вскрытие Ч. Дарвином материально-исторических *причин* эволюции выделило в эволюционном учении *теорию* эволюции. Для понимания современного состояния и проблем эволюционного учения необходимо знание основных исторических этапов формирования его.

* * *

ГЛАВА 4

ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О РАЗВИТИИ ЖИВОЙ ПРИРОДЫ В ДОДАРВИНСКОМ ПЕРИОДЕ

Рассмотрим развитие эволюционных знаний в этом огромном по времени периоде по следующим основным этапам: развитие эволюционизма в Древнем мире, в Средневековье, в эпоху Возрождения и Просвещения, подготовка теории эволюции в XVIII в. и в период непосредственных предшественников Ч. Дарвина.

Эволюционные представления в древности

Идея развития живой природы — идея эволюции — прослеживается в трудах древних материалистов Индии, Китая, Месопотамии, Египта, Греции. Еще в начале 1 тысячелетия до н. э. в Индии существовали философские школы чарваков и санкхья, которые отстаивали идеи развития материального мира (в том числе и органического) из «праматерии». В еще более древних текстах Аюрвед утверждается, что человек произошел от обезьян, живших около 18 млн. лет назад (при переводе на современное летоисчисление) на материке, объединявшем Индостан и юго-восточную Азию. Примерно 4 млн. лет назад предки современных людей, якобы, перешли к коллективному добыванию пищи, что дало им возможность делать запасы. Современный человек, по этим представлениям, появился немного менее 1 млн. лет назад. Конечно, это были лишь гениальные догадки, основанные на прекрасном знании анатомии человека и животных.

В Китае за 2 тыс. лет до н. э. проводилась селекция крупного рогатого скота, лошадей и декоративных растений. В конце 1 тысячелетия до н. э. там существовала классификация растений (косточковые, стручковые, сочные, стелющиеся, кустарники и т. п.). В это же время в Китае были распространены учения о возможности превращения одних живых существ в процессе эволюции в другие. Тесные связи стран Древнего мира сделали эти знания достоянием философов стран Средиземноморья, где они получили дальнейшее развитие. Так, Гераклит Эфесский (представитель ионийской школы греческих философов, живший в VI—V в.

до н. э.) считал, что все живые существа, и человек в том числе развились естественным путем из первичной материи. В спорах с философами-идеалистами греческие материалисты V—IV вв. до н. э. ставят проблему развития высшего разумного существа путем сочетания простых, более примитивных состояний материи. Сохраняющиеся единицы размножаясь дают начало новым удачным сочетаниям. У «великана мысли» Аристотеля (IV в. до н. э.) уже встречается стройная система взглядов о развитии живой природы, основанная на знании общего плана строения высших животных, гомологии и корреляции органов. Фундаментальные произведения Аристотеля «О частях животных», «История животных», «О возникновении животных» оказали большое влияние на последующее развитие биологии.

Однако, несмотря на внешнюю близость древних и наших представлений, взгляды древних мыслителей носили характер отвлеченных умозрительных доктрин.

Упадок знаний в Средневековье

После почти двухтысячелетнего развития знаний в Древнем мире — Китае, Индии, Египте, Греции — в Европе на много веков наступает мрачное средневековье, «темная ночь для естествознания». Людей сжигали на кострах не только за высказывание идеи развития природы, но и за чтение книг древних естествоиспытателей и философов. Насильственное внедрение веры в науку превращает последнюю в придаток религии.

На все развитие мира церковным учением отводилось около 6 тыс. лет, столетиями сохраняется как официальная точка зрения о сотворении мира господом-богом за 4004 года до н. э. Изучение природы было фактически запрещено; сотни талантливых ученых, тысячи и тысячи древних книг были уничтожены за это время. Только в Испании на кострах инквизиции было сожжено около 35 тыс. человек и более 300 тыс. подвергнуты пыткам. Последний официальный костер инквизиции горел в 1826 г. Конечно, и в эти годы шло накопление естественнонаучных знаний (в монастырях и университетах).

Распространение идей эволюционизма в эпохи Возрождения и Просвещения

На смену Средневековью приходит эпоха Возрождения (XV—XVI вв.). С ее наступлением вновь получают распространение сочинения античных натуралистов. Книги Аристотеля и других античных авторов попадают в европейские страны из Северной Африки и Испании в переводах с арабского. В результате развития торговли и мореплавания быстро растут знания о многообразии

органического мира, происходит инвентаризация флоры и фауны. В XVI в. появляются первые многотомные описания животного и растительного мира, блестящих успехов достигает анатомия. В XVII в. У. Гарвей создает учение о кровообращении, а Р. Гук, М. Мальпиги и другие закладывают основы микроскопии и изучения клеточного строения организмов. Растущие естественнонаучные знания нуждались в систематизации и обобщении. Первый этап процесса систематизации биологических знаний завершается в XVIII в. работами великого шведского естествоиспытателя К. Линнея (1707—1778).

Идеи эволюции начинают все отчетливее прослеживаться в трудах натуралистов и философов. Еще Г. Лейбниц (1646—1716) провозгласил принцип градации живых существ и предсказал существование переходных форм между растениями и животными. Принцип градации в дальнейшем был развит в представлении о «лестнице существ», которая для одних стала выражением идеальной непрерывности в строении, а для других — доказательством превращения, эволюции живой природы. В 1749 г. начинает выходить многотомная «Естественная история» Ж. Бюффона, в которой он обосновывает гипотезу о прошлом развитии Земли. По его мнению, она охватывает 80—90 тыс. лет, но лишь в последние периоды на Земле появляются из неорганических веществ живые организмы: сначала растения, потом животные и человек. Ж. Бюффон видел доказательство единства происхождения в плане строения животных и объяснял сходство близких форм их происхождением от общих предков.

Идея эволюции заложена и в трудах энциклопедиста Д. Дидро (1713—1784): мелкие изменения всех существ и длительность времени существования Земли могут объяснить возникновение разнообразия органического мира. П. Мопертюи (1698—1759) высказывает гениальные догадки о корпускулярной природе наследственности, эволюционной роли уничтожения форм, не приспособленных к существованию, значении изоляции в развитии новых форм. Дед Ч. Дарвина Э. Дарвин (1731—1802) в поэтической форме утверждает принцип единства происхождения всех живых существ, указывает, что органический мир развивался миллионы лет. К. Линней в последние годы жизни также приходит к признанию эволюции, считая, что близкие виды внутри рода развились естественным путем, без участия божественной силы.

Во второй половине XVIII в. эпоха Просвещения доходит и до России: в той или иной форме эволюционные взгляды характерны для таких естествоиспытателей, как М. В. Ломоносов, К. Ф. Вольф, П. С. Паллас, А. Н. Радищев. М. В. Ломоносов в трактате «О слоях земных» (1763) писал — «...напрасно многие думают, что все как мы видим, сначала творцом создано...».

Характеризуя развитие эволюционной мысли в эту эпоху, можно сказать, что в это время происходит интенсивное накопление естественнонаучного материала. Наиболее прозорливые исследователи пытаются перейти от простого описания имеющегося в при-

роде материала к объяснению возникновения разнообразных форм. В XVIII в. наблюдается все обостряющаяся борьба старых идей креационизма (как концепции сотворения мира) и новых — эволюционных идей. Высказываются гениальные догадки о развитии природы, но пока это лишь элементы эволюционизма — стройного учения еще нет. Впервые оно было создано Ж.-Б. Ламарком (1747—1829).

Подготовка теории эволюции. Ж.-Б. Ламарк

В труде «Философия зоологии» (1809) Ж. Ламарк[1] дает эволюционное обоснование «лестницы существ». По его мнению, эволюция идет на основании внутреннего стремления организмов к прогрессу (принцип градации). Это «стремление к прогрессу» не определяется внешними причинами, они лишь нарушают правильность градации. Второй принцип, положенный Ж. Ламарком в основу своего учения, состоит в утверждении изначальной целесообразности реакций любого организма на изменение внешней среды и признании возможности прямого приспособления. Во взглядах Ж. Ламарка была обоснована идея изменяемости видов, развития от простого к сложному. При несомненной прогрессивности взглядов Ламарка его концепция понимания причин эволюции была ошибочной, по существу, натурфилософской, с выраженными элементами идеализма (внутреннее стремление к прогрессу, изначальная целесообразность любой реакции на измененные условия).

Как же представлял себе Ламарк возникновение новых признаков в эволюции? Если это касается животных организмов, то вслед за изменением условий тотчас следует изменение привычек и посредством упражнения соответствующие органы изменяются в нужном направлении (первый «закон») и эти изменения передаются по наследству (второй «закон»).

Ламарк писал, что «стремясь избегнуть необходимости окунать тело в воду, птица делает всяческие усилия, чтобы вытянуть и удлинить ноги. В результате длительной привычки, усвоенной данной птицей и прочими особями ее породы, постоянно вытягивать и удлинять ноги, все особи этой породы как бы стоят на ходулях, так как мало-помалу у них образовались длинные голые ноги, лишенные перьев до бедра, а часто и выше»[2]. Аналогичным образом, по его мнению, развиваются все специальные приспособления у жи-

---

[1] В истории биологии Ламарк обессмертил свое имя, предложив само слово «биология», а также своим вкладом в создание системы животного мира; он впервые предложил разделить всех животных на позвоночных и беспозвоночных и выделить в отдельные классы паукообразных и кольчатых червей, впервые научно показал пути происхождения человека от обезьяноподобных предков.

[2] Ламарк Ж.-Б. Избр. произв. Т. 1. М., 1955, с. 350—351.

зотных. Вот как Ламарк объясняет образование рогов у животных: «Во время приступов ярости, особенно частых у самцов, их внутреннее чувство благодаря своим усилиям вызывает интенсивный приток флюидов к этой части головы и здесь происходит выделение, у одних — рогового, у других — костного вещества, смешанного с роговым, в результате чего в этих местах образуются твердые наросты»[1].

У низших животных и растений, у которых нет воли (воля необходима для выработки привычки), наследующиеся целесообразные изменения возникают под непосредственным влиянием физико-химических условий внешней среды.

Эволюционные взгляды Ж. Ламарка были слабо аргументированы фактическим материалом и не получили широкого распространения среди современников. Однако впоследствии (в конце XIX — начале XX вв.) некоторые его взгляды нашли новое распространение в гипотезах так называемого наследования приобретаемых свойств или адекватной изменчивости («неоламаркизм»).

Непосредственные предшественники Ч. Дарвина

В XIX в. происходит самое значительное событие в истории развития эволюционной мысли — Ч. Дарвин формулирует в 1842—1853 гг. теорию эволюции. Событие настолько значительное, что целесообразно подробно рассмотреть период, предшествовавший этому.

Во всех специальных разделах биологии и смежных естественноисторических науках накапливаются данные, которые могут быть материалистически истолкованы лишь в свете эволюционного развития разных групп животных и растений на протяжении длительного времени от каких-то общих предковых форм. Одновременно трудами Ч. Лайеля (1797—1875) закладываются основы исторической геологии с ее принципом актуализма (исторические изменения земной коры определяются действием тех же сил, которые исподволь и незаметно действуют и сегодня). Появляются некоторые труды, обобщающие доказательства эволюции (например, двухтомная сводка Р. Чемберса «Следы естественной истории творения», вышедшая в Лондоне в 1845 и 1846 гг., переведенная на все европейские языки). Благодаря таким трудам идеи эволюции начинают привлекать внимание не только биологов, но и всего образованного общества. Однако эволюционные идеи сами по себе, даже подкрепленные фактами, не могут считаться эволюционной теорией, так как непонятными еще остаются движущие силы процесса эволюции.

---

[1] Ламарк Ж.-Б. Избр. произв. Т. 1. М., 1955, с. 354.

ГЛАВА 5 СОЗДАНИЕ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

Прежде чем кратко рассмотреть основные положения созданной Ч. Дарвином теории эволюции, остановимся на главных предпосылках создания этой теории и основных вехах жизни и творчества Ч. Дарвина. В развитии эволюционных взглядов Ч. Дарвина, как в зеркале, отражается процесс формирования эволюционного мировоззрения в современной ему биологии.

Естественноисторические предпосылки возникновения теории эволюции

Как подчеркнуто выше, в разных областях биологии был накоплен огромный фактический материал, который нуждался в обобщении, но на основе представлений о неизменности видов или на основе недостаточно аргументированных, натурфилософских, по существу, взглядов Ж. Ламарка, сделать это было трудно. Для такого обобщения нужны были новые эволюционные и материалистические идеи.

С другой стороны, создание материалистического эволюционного учения оказалось необходимым и для дальнейшего развития сельского хозяйства. Практика сельского хозяйства ставила перед селекцией животных и растений новые повышенные требования: необходимым стало создание теории, которая бы позволила развивать дальше методы селективной работы.

Все это вместе взятое и определило в значительной степени то обстоятельство, что именно в Англии — одной из наиболее развитых в хозяйственном отношении стран мира — в начале и середине XIX в. сложились все условия для создания теории эволюции. Честь создания теории эволюции неоспоримо принадлежит Ч. Дарвину — одному из величайших естествоиспытателей всех времен и народов.

Жизнь и творчество Ч. Дарвина

Ч. Дарвин (1809—1882) в юности верит в Библию, собирается стать сельским пастором и занимается зоологией как натуралист-любитель. В 22 года Ч. Дарвин на 5 лет покидает Англию и в качестве зоолога отплывает на экспедиционном судне «Бигль» английского адмиралтейства. «Бигль» обогнул Земной шар, пройдя

с юга вокруг Южной Америки, побывал в водах Австралии и Новой Зеландии, обогнул с юга Африку. Во время стоянок корабля Ч. Дарвин собирал ботанические и зоологические коллекции, проводил геологические наблюдения.

«Путешествуя на «Бигле» в качестве натуралиста, я был поражен некоторыми фактами распределения органических существ в Южной Америке, и геологическими отношениями между прежними и современными обитателями этого континента. Факты эти, как будет видно из последних глав этой книги, кажется, освещают до некоторой степени происхождение видов — эту тайну из тайн»[1]. Так начинается «Введение» в «Происхождение видов...».

Путешествуя по Южной Америке, Ч. Дарвин замечает, что изменения животного мира носят постепенный характер и их логичнее объяснить медленно текущими процессами изменения форм, чем отдельными актами творения. Находка ископаемых гигантских броненосцев — родственников ныне живущих форм — приводит его к выводу о родстве вымерших и существующих форм. Кульминацией, с точки зрения окончательного формирования эволюционных взглядов, явилось исследование флоры и фауны Галапагосских островов, где Ч. Дарвин на примере различий между близкими видами вьюрков (см. стр. 27), черепах, ящериц увидел как бы сам процесс эволюции в действии.

Ч. Дарвин возвращается в Англию убежденным эволюционистом. Начинается длительный период разработки стройной теории эволюции, основанной на вскрытии механизма эволюционного процесса. Анализируя историю выведения пород голубей, собак и создания высокопродуктивных сортов культурных растений, Ч. Дарвин убеждается, что различия между породами и сортами возникают в результате деятельности человека, сводящейся к отбору и преимущественному размножению тех особей, в которых желаемое свойство или признак наиболее выражены. Такой отбор, известный человеку с древнейших времен, был назван *искусственным*. Искусственный отбор может быть либо *бессознательным* (когда оставляются для размножения просто лучшие особи), либо *методическим* (когда селекционером ставится цель по улучшению какого-либо определенного признака или свойства). В механизме действия искусственного отбора по накоплению различий в ряду поколений Ч. Дарвин увидел прообраз основного механизма эволюционного процесса — действие естественного отбора.

Все время после окончания путешествия Ч. Дарвин посвящает обработке полученных наблюдений. В 1839 г. выходит первая, принесшая ему широкую известность в научных кругах книга — «Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль». Проходят еще четыре года, заполненные опытами с растениями, разведением голубей, продолжением обработки зоологических и ботанических коллекций, привезенных на «Бигле». В 1842 г. Ч. Дарвин делает черновой набросок теории естественного отбора. Еще через

---

[1] Дарвин Ч. Собр. соч. Т. III, М.-Л., 1939, с. 270.

два года он расширяет работу с 35 до 230 страниц и в связи с плохим состоянием здоровья, будучи неуверен в завершении работы, просит опубликовать ее после смерти.

Здоровье улучшается. В это время все читающее общество взволновано появлением анонимных книг «Следы естественной истории творения» (их автором был Р. Чемберс, впоследствии активный защитник теории Ч. Дарвина). Резкая критика этих книг с разных сторон (Р. Чемберс, давая множество убедительных доказательств существования эволюции, признавал участие в ней сверхъестественных сил) и отрицательное мнение друзей о его работе заставляет Ч. Дарвина отложить публикацию почти готового труда, с тем чтобы исчерпывающим образом документировать каждое из выдвигаемых положений. В 1858 г. этот труд составлял 2000 страниц и, по мнению автора, на две трети был готов к публикации. Однако Ч. Дарвин по существу так никогда и не закончил этого труда.

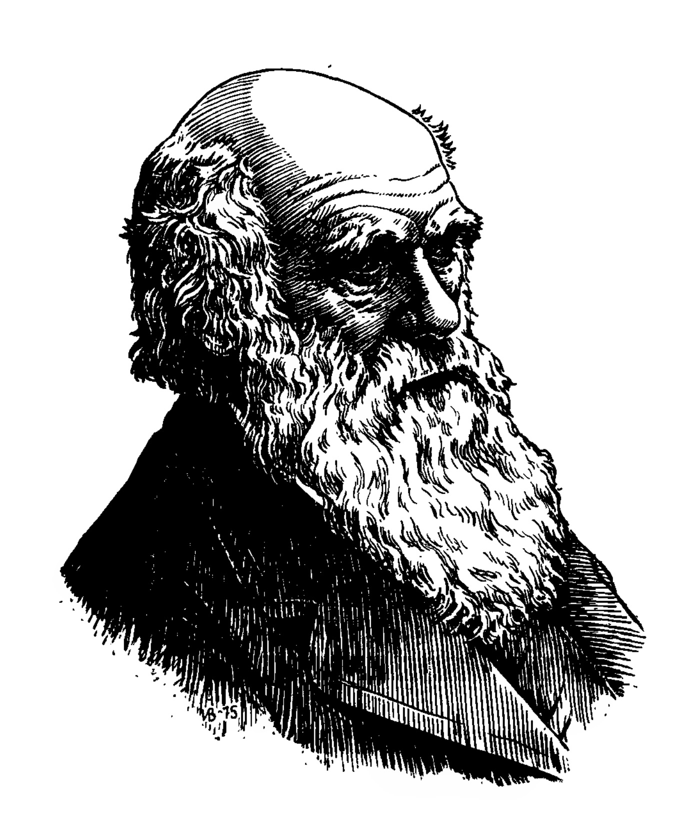
Дарвин получает письмо от молодого зоолога Альфреда Уоллеса с просьбой представить в журнал рукопись его небольшой статьи «О стремлении разновидностей к неограниченному отклонению от первоначального типа». В статье, в чрезвычайно сокращенном варианте, содержались основы той же теории, к которой Ч. Дарвин пришел независимо от А. Уоллеса еще в 1842 г. Сначала Ч. Дарвин собирается представить статью А. Уоллеса и по этому вопросу не выступать. Но по настоянию друзей он решает опубликовать и собственную статью под названием «Об изменении органических существ в естественном состоянии...». Ч. Лайель и Дж. Гукер представляют Линнеевскому обществу одновременно обе статьи и копию одного из писем Дарвина. Материалы свидетельствуют, что Ч. Дарвин независимо и раньше пришел к выводам сходным с выводами А. Уоллеса. Все документы были опубликованы в 1858 г. Эти события заставляют Ч. Дарвина опубликовать сокращенный вариант подготавливаемого много лет труда — «Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствующих пород в борьбе за жизнь».

Все 1250 экземпляров первого лондонского издания, появившиеся в свет 24 ноября 1859 г., разошлись в несколько дней. Уже через две недели после выхода книги Ф. Энгельс пишет К. Марксу: «...**до сих пор никогда не было столь грандиозной попытки доказать историческое развитие в природе, да к тому же еще с таким успехом»**[1]. А примерно через год К. Маркс замечает в одном из писем к Ф. Энгельсу: «...**эта книга дает естественноисторическую основу для наших взглядов»**[2] (здесь и выше шрифтовые выделения наши. — *А. Я.* и *А. Ю.*).

Но, пожалуй, лучше всего говорит о значении, которое придавал теории Ч. Дарвина К. Маркс, тот факт, что сразу после выхода в свет первого тома «Капитала» (1873) он присылает его в по-

---

[1] Маркс К. и Энгельс Ф. Соч., Т. 29. М., с. 424.
[2] Маркс К. и Энгельс Ф. Соч. Т. 30. М., с. 102.



дарок Ч. Дарвину. В ответном письме Дарвин пишет: «Сколько ни были бы различны наши научные интересы, я полагаю, что мы оба искренне желаем расширения познания, и что оно в конце концов, несомненно, послужит к возрастанию счастья человечества»[1]. Проходят еще 6 лет и К. Маркс шлет Ч. Дарвину корректуру второго тома «Капитала» с просьбой разрешить посвятить ему, Чарльзу Дарвину, этот труд, а также просмотреть корректуру перед выходом книги и сделать по ней замечания.

Даже если бы Ч. Дарвин не оставил нам теорию естественного отбора, мы вправе были бы считать его одним из выдающихся натуралистов последнего времени. Один только перечень его главных книг показывает, насколько глубоки и разносторонни были его интересы:

1839 г. Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль»
1859 г. Происхождение видов...
1862 г. Опыление орхидей
1865 г. Лазящие растения
1868 г. Изменчивость прирученных животных и возделываемых растений
1871 г. Происхождение человека и половой отбор

[1] Дарвин Ч. Избранные письма. М., 1950, с. 237.

1872 г. Выражение эмоций у человека и животных
1875 г. Насекомоядные растения
1876 г. Действие перекрестного опыления и самоопыление в растительном мире
1877 г. Различные формы цветков у растений одного и того же вида
1879 г. Жизнь Эразма Дарвина
1880 г. Способность к движению у растений
1881 г. Дождевые черви

Ч. Дарвин умер в Дауне, где он жил после возвращения из кругосветного путешествия, похоронен в Вестминстерском аббатстве, рядом с И. Ньютоном.

Сущность представлений Ч. Дарвина о механизме органической эволюции

Непреходящая заслуга Ч. Дарвина состоит не в том, что он «доказал» существование эволюции в природе, а в том, что он объяснил процесс развития и становления видов, вскрыл механизм эволюции. Именно это и превратило *эволюционное учение* в *теорию.*

Основываясь на изучении большого числа фактов из области естествознания и практики растениеводства и животноводства, Ч. Дарвин приходит к выводу о существующем в природе стремлении к размножению каждого вида в геометрической прогрессии. Это правило не знает исключений ни в животном, ни в растительном мире. Потенциально каждый вид способен произвести и производит гораздо больше особей, чем выживает их до взрослого состояния; юных особей всегда больше, чем взрослых (см. гл. 10). Однако, с другой стороны, число взрослых особей каждого вида растений и животных сохраняется более или менее постоянным. *Появляется на свет огромное число особей, до взрослого состояния выживает лишь незначительная часть.* Следовательно, остальные гибнут в *«борьбе за жизнь»*, в *«борьбе за существование»* — таков первый важный вывод.

«Я должен предупредить, — пишет Ч. Дарвин, — что применяю это выражение (борьба за существование. — *А. Я.* и *А. Ю.*) в широком и метафорическом смысле, включая сюда зависимость одного существа от другого, а также включая (что еще важнее) не только жизнь одной особи, но и успех ее в оставлении после себя потомства»[1].

С другой стороны, наблюдения в природе показывают, что для животных и растительных организмов характерна всеобщая *изменчивость* признаков и свойств, ибо даже в потомстве одной пары родителей нет совершенно одинаковых особей. При средних благоприятных условиях эти различия могут не играть существенной роли, но в крайне неблагоприятных условиях каждое мельчайшее

[1] Дарвин Ч. Собр. соч. Т. III. М.-Л., 1939, с. 316.

различие может стать решающим, определяющим — останется ли этот организм в живых и продолжит свой род или будет уничтожен.

Гениальность Дарвина состояла в том, что он сопоставил вывод о наличии в природе борьбы за существование и вывод о всеобщей изменчивости признаков и свойств и пришел к заключению о неизбежности существования в природе процессов, закономерно ведущих к *избирательному уничтожению* отдельных особей и к размножению других, т. е. ведущих к **естественному отбору.** В процессе борьбы за существование ничтожные на первый взгляд различия дают определенные преимущества одним организмам и приводят к гибели других. В конечном итоге в живых остаются лишь особи, обладающие определенными, в данных конкретных условиях, благоприятными особенностями, отличающими их от остальных особей этого вида.

Для того чтобы возникшее изменение могло быть передано потомству (и закреплено в эволюции), оно должно быть наследственным. В природе же наблюдаются как наследственные, так и ненаследственные изменения. Ч. Дарвин делит всю наблюдаемую изменчивость на «индивидуальную», «неопределенную» (передающуюся по наследству и косвенно зависящую от среды, как огонь «зависит» от характера искры его вызвавшей) и изменчивость «определенную», групповую, не передающуюся по наследству и тесно связанную с влиянием среды. При групповой изменчивости все особи данного вида, попавшие в сферу действия какого-либо фактора среды, изменяются в одном направлении сходным образом.

ГЛАВА 6 ДАЛЬНЕЙШЕЕ РАЗВИТИЕ ЭВОЛЮЦИОННОГО УЧЕНИЯ

В специальных разделах своего основного труда Ч. Дарвин убедительно показал, что принцип естественного отбора объясняет возникновение всех без исключения основных характеристик органического мира — от существования иерархической системы таксонов до возникновения ярких перьев у павлинов, от сохранения рудиментарных органов до особенностей географического распространения организмов по Земле.

Прошло более 100 лет со дня опубликования «Происхождения видов...», и все это время эволюционная теория непрерывно развивалась. В этом развитии условно можно выделить некоторые важные периоды.

«Романтический» период

Через полтора месяца после выхода в свет первого издания появилось и также быстро разошлось второе издание «Происхождения видов...». Вскоре книга была переведена на все европейские языки и стала достоянием самых широких кругов читающего общества, особенно в Германии, России, Англии, Соединенных Штатах. Все новые группы явлений и фактов описываются с позиций дарвинизма. Через несколько лет антиэволюционизм и креационизм окончательно теряют положение господствующих концепций.

В этом процессе большое значение имела пропагандистская деятельность Т. Гексли, А. Уоллеса и Дж. Гукера — в Англии; Э. Геккеля, Ф. Мюллера, К. Гегенбаура — в Германии; К. А. Тимирязева, И. И. Мечникова, А. О. Ковалевского, В. О. Ковалевского и И. М. Сеченова — в России, Аза Грея — в Америке.

Широкое распространение эволюционных идей в биологии вызвало появление новых направлений и целых дисциплин: эволюционная палеонтология, экология, биогеоценология, эволюционная эмбриология, историческая биогеография и др. Филогенетическое направление на определенный период становится главным в большинстве отраслей биологии, а эволюционный подход — основой и методом специальных дисциплин.

Вторая половина XIX в. — период интенсивного построения филогенетических древ для всех крупных групп животных и растительных организмов. В практику биологических исследований прочно входит предложенный Э. Геккелем метод «тройного параллелизма» — сопоставление данных эмбриологии, сравнительной анатомии и палеонтологии (см. гл. 2). На основании анализа хода филогенетического развития отдельных групп вскрываются важные принципы и формируются основные «правила» эволюции групп: принцип аллогенеза и арогенеза (см. гл. 13), биогенетический закон (см. гл. 15), происхождения от неспециализированных предков и прогрессивной специализации (см. гл. 13), необратимости эволюции, принцип мультифункциональности органов и эволюции органов путем смены функций (см. гл. 14) и др. Так завершается «романтический» период развития дарвинизма.

Период «отрицания»

Даже в первом периоде, несмотря на признание учения Ч. Дарвина большинством биологов, многие ведущие зоологии и палеонтологи того времени (Л. Агассиц, Р. Оуэн, А. Келликер, Н. Нэгели, К. Бэр и др.) принимали учение об эволюции путем естественного отбора или с оговорками, или выдвигали серьезные возражения. Критика особенно усилилась во второй период, совпавший с возникновением и первыми успехами генетики. Этот период условно назван периодом «отрицания». Судьбы эволюционного учения и теории естественного отбора различны. Эволюционное учение

распространялось все шире и шире, а теория естественного отбора — центральное звено всей эволюционной теории — стала подвергаться все более жестокой критике. Причин тому было несколько, но основная — отсутствие достаточно строгих научных представлений о двух важнейших явлениях жизни и общих характеристик живого на Земле — наследственности и изменчивости.

Вскоре после выхода «Происхождения видов...» Ф. Дженкин выдвинул серьезное возражение против предполагаемой Ч. Дарвином возможности действия отбора как эволюционного фактора в природе. Ход его рассуждений был следующим. Возникшее случайное наследственное изменение, которое должно быть поддержано отбором, всегда единично. Вероятность встречи двух особей с одинаковыми наследственными изменениями и оставление ими потомства чрезвычайно мала. Поэтому если один из родителей имеет признак А, то у его детей количественное выражение признака будет $\frac{A}{2}$, а у внуков $\frac{A}{4}$, у правнуков $\frac{A}{8}$ и т. д., т. е. произойдет «растворение признака в скрещивании».

Ч. Дарвину, как и подавляющему большинству ученых того времени, наследственность представлялась как бы бесконечно делимой жидкостью, неким аналогом крови (к этому, в сущности, сводилась и гипотеза «пангенезиса», предложенная Ч. Дарвином для объяснения наследственности). Поэтому математические выкладки Дженкина поколебали уверенность в творческой роли естественного отбора даже у Дарвина.

Для опровержения возражения Дженкина необходимо было знание генетики, а генетика как наука возникла лишь в 1900 г., в год переоткрытия замечательных работ Г. Менделя. Правда, уже тогда были известны многочисленные факты, свидетельствовавшие против «растворения признаков в скрещивании». Например, характерная горбинка на носу у представителей королевского дома Бурбонов сохранилась даже у восьмого по счету поколения. По расчетам Ф. Дженкина, признак должен был уменьшиться в 128 раз. Четырнадцатый по счету поколений герцог Шрюсбери имел, как и основоположник рода (500 лет назад), сросшиеся первые и вторые фаланги на пальцах рук. Но эти (как и другие аналогичные известные тогда факты из области селекции) оставались вне внимания исследователей-эволюционистов.

Существовал и другой фронт исследований, прямо или косвенно противопоставляемый дарвинизму в конце XIX — начале XX в. Работами В. Иоганнсена (1903) была показана неэффективность отбора в чистых линиях в потомстве одной самооплодотворяющейся особи, гомозиготном по большинству признаков. И хотя таких гомозиготных групп особей в природе не встречается, веру в могущество отбора эти эксперименты подрывали. Уже упоминавшаяся крайне неудачная «временная», как называл ее Ч. Дарвин, гипотеза «пангенезиса» приходила в явное противопоставление с реально наблюдаемыми фактами наследственной передачи признаков в экспериментах. В противовес гипотезе пангенезиса Г. де Фриз

(1889) выдвигает гипотезу эволюции, согласно которой новые виды возникают сразу, скачкообразно, посредством возникновения отдельных крупных изменений наследственности (мутаций) без ведущего участия естественного отбора.

Причиной главных трудностей дарвинизма, как уже отмечалось, было отсутствие достаточно строгих доказательств наследственной изменчивости, теории отбора «не хватало» генетической основы; последняя была разработана Г. Менделем в 1865 г., но оставалась неизвестной большинству биологов до 1900 г. С этого момента началось изучение механизма наследственной передачи.

В раннем периоде экспериментальная генетика развивалась как «непослушная дочь» дарвинизма. Такие достижения генетики, как мутационная теория, учение о чистых линиях и принцип корпускулярной структуры наследственности использовались для обоснования антидарвинских взглядов, для доказательства возможности образования видов без отбора. Одновременно данные генетики укрепляли учение Ч. Дарвина, внося ясность в понимание механизма действия естественного отбора.

Генетики предприняли попытку подойти к вопросам изменчивости, борьбы за существование и отбора используя экспериментальные данные. Вместо расплывчатых представлений о наследственности Ч. Дарвина и его сторонников генетики пытались предложить твердые законы и основанные на эксперименте гипотезы. Этот эффективный путь дальнейшего развития эволюционного учения «просмотрели» даже сторонники теории Ч. Дарвина. С другой стороны, и генетики, увлеченные своими успехами, «не заметили» положительное в учении Ч. Дарвина. Это и было причиной конфликта. Знаменательным событием в истории развития эволюционного учения стал 1926 год — год появления работы С. С. Четверикова, давшей начало современному синтезу генетики и классического дарвинизма.

Период современного синтеза

Не простым был путь к этому синтезу. Первым шагом на пути к синтезу было, вероятно, вскрытие закономерностей распределения хромосом при клеточном делении. Затем А. Вейсман (1834—1914) открывает роль хромосом как носителей наследственности и впервые выдвигает положение о невозможности передачи по наследству «благоприобретенных» признаков.

Иногда и до сих пор встречаются исследователи, признающие принцип наследования благоприятных признаков («адекватной изменчивости», «соматической индукции»). Однако, из признания факта влияния внешней среды на наследственность (никогда не оспаривается генетикой) совершенно не следует адекватность, соответствие вызванной изменчивости фактору, вызвавшему эту изменчивость (см. гл. 8). По-прежнему справедливо прекрасное сравнение Ч. Дарвина: «...мы ясно видим, что природа условий имеет в определении каждого данного изменения подчиненное значение по сравнению с природой самого организма; быть может она имеет не большее значение, чем имеет природа той

:скры, которая воспламеняет массу горючего материала, в определении **свойства** .ламени»[1].

Уже упоминавшаяся мутационная гипотеза эволюции Г. де Фриза сыграла важную положительную роль при синтезе генетики и дарвинизма, показав против воли ее автора, что генетика без отбора не может объяснить видообразование. После обнаружения у дрозофилы групп сцепления генов по числу имеющихся хромосом, окончательно оформляется хромосомная теория наследственности (Т. Г. Морган, А. Стертевант и др.).

В потоке разнообразных генетических исследований формируется знаменитый «принцип Харди» (1908): *без внешнего давления каких-либо факторов частóты генов в бесконечно большой панмиктической популяции стабилизуются уже после одной смены поколений.* Другими словами, при отсутствии внешних давлений частоты генов в такой гипотетической популяции будут постоянными.

Исходя из принципа Харди, С. С. Четвериков (1882—1959) показал, что в результате постоянно протекающего мутационного процесса во всех популяциях создается и существует наследственная гетерогенность. Из расчетов С. С. Четверикова следовало, что во всех без исключения популяциях должны присутствовать в большом числе (но обычно в незначительных концентрациях) самые различные мутации — генетическая основа эволюционного процесса, идущего под направляющим действием естественного отбора. Экспериментальные проверки гетерозиготности особей из природных популяций полностью подтвердили расчеты С. С. Четверикова.

Проведенные в 1928—1930 гг. исследования (Р. А. Фишер, Н. П. Дубинин и Д. Д. Ромашов, С. Райт и др.) показали, что в эволюции большую роль играет не только *появление новых* мутаций, но и простое *изменение частоты* встречаемости данного гена; последнее может оказать значительное влияние на структуру популяции.

Генетика позволила проанализировать основные моменты протекания эволюционного процесса от появления нового признака в популяции до возникновения нового вида. На этом внутривидовом, *микроэволюционном* уровне оказалось возможным применить при изучении эволюции точные экспериментальные подходы, которые помогли выяснить роль отдельных эволюционных факторов, сформулировать представления об элементарной эволюционной единице (популяция), элементарном эволюционном материале и явлении.

Все это привело к созданию Ф. Г. Добржанским, Н. В. Тимофеевым-Ресовским и другими исследователями в 1937—1940 гг. учения о микроэволюции. Можно сказать, что современный этап развития эволюционного учения является прежде всего развитием учения о микроэволюции.

---

[1] Дарвин Ч. Собр. соч. Т. III, М.-Л., 1939, с. 277.

Выделение микроэволюционного уровня способствовало разработке проблем эволюции и более крупного масштаба (на уровне выше вида), пониманию роли особи, вида, биогеоценоза в процессе эволюции, разработке общих проблем естественного отбора (И. И. Шмальгаузен, Н. И. Вавилов, Дж. Г. Симпсон, Э. Майр и др.).

В свою очередь это стимулировало в нашей стране дальнейшее развитие исследования эволюции отдельных крупных групп животного и растительного мира (цветковых растений — А. Л. Тахтаджян, членистоногих — М. С. Гиляров, простейших — В. А. Догель, Ю. И. Полянский, многоклеточных — А. В. Иванов, В. Н. Беклемишев, Н. А. Ливанов, А. А. Парамонов и т. д.).

В то же время на границах различных биологических дисциплин с эволюционным учением развиваются новые эволюционные направления исследования (например, *эволюционная экология* — С. С. Шварц и др., *эволюционная физиология* — Л. А. Орбели, Е. М. Крепс и др., *эволюционная палеонтология* — А. А. Борисяк, Б. С. Соколов и др., *эволюционная биохимия* — А. В. Благовещенский, А. А. Белозерский, А. С. Спирин и др., *эволюционная морфология* — А. Н. Северцов, И. И. Шмальгаузен и др.). В эти направления начинает проникать популяционно-генетический подход, позволяющий глубоко понять механизм эволюционного процесса.

Наконец, начиная с 20-х годов XX в., благодаря трудам В. И. Вернадского (1863—1945) и В. Н. Сукачева (1880—1967) начинает развиваться новое направление эволюционного учения — учение об эволюции биосферы.

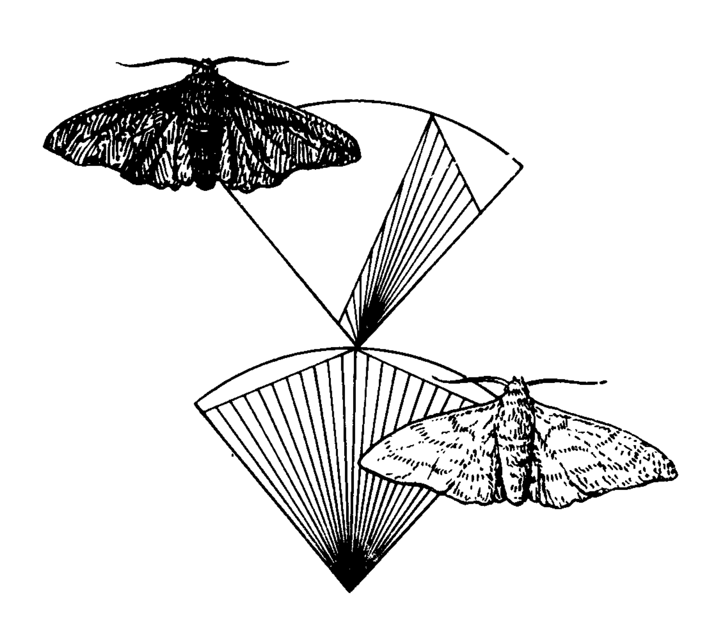
* * *

Открытие Ч. Дарвином принципа естественного отбора и последующий синтез генетики и дарвинизма превратили эволюционное учение в эволюционную теорию. К настоящему времени эта теория, основным стержнем которой является представление о ведущей роли естественного отбора, постоянно обогащаемая данными других разделов биологии (генетики, молекулярной биологии, экологии), является методологической основой всех специальных биологических дисциплин.

* * *

ЧАСТЬ III

УЧЕНИЕ О МИКРОЭВОЛЮЦИИ



* * *

На основе классических сравнительно-анатомических, эмбриологических, биогеографических, палеонтологических методов во второй половине прошлого века были вскрыты основные этапы эволюции органического мира Земли и выяснены многие закономерности эволюционного процесса. Эти этапы и закономерности эволюции касались эволюции крупных групп организмов (макроэволюции) и охватывали большие (в геологическом масштабе) отрезки времени. В то же время начальные стадии процесса эволюции — собственно *механизм* эволюционного процесса, действующий при возникновении новых видов, оставался малоизученным.

Как известно, строгий и достаточно точный анализ в любой области явлений материального мира возможен лишь тогда, когда нам удается вычленить и описать элементарные структурные единицы и протекающие в них элементарные явления. Далеко не во всех областях биологии такое вычленение пока достигнуто. Благодаря использованию генетических методов и подходов оно стало возможным в отношении эволюционного процесса. В этом состоит огромное методологическое значение учения о микроэволюции. На современном уровне развития эволюционной теории учение о микроэволюции является ее центральной и наиболее быстро развивающейся частью (именно поэтому изложение основ этого учения занимает ведущее место в курсе теории эволюции).

* * *

ГЛАВА 7

ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЕДИНИЦА И ЭЛЕМЕНТАРНОЕ ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЯВЛЕНИЕ

Все виды живых организмов в природе реально представлены совокупностями особей — популяциями. Популяции являются такими же природными реальностями, как клетки с их кодами наследственной информации, как особи и процесс индивидуального развития, как биохорологические подразделения биосферы — биогеоценозы. Все это — своего рода элементарные структуры на соответствующих уровнях организации жизни на Земле. При этом *популяции,* как стало ясно в результате развития эволюционного учения в XX в., *являются элементарными эволюционными структурами.*

Понятие «популяция»

Наблюдения в природе показывают, что особи любого вида животных, растений или микроорганизмов распределены в пределах видового ареала неравномерно и плотность видового населения всегда варьирует. Эта неравномерность может быть выражена в двух формах: в форме «островного» распределения групп особей или в форме «сгущений». Участки с относительно высокой встречаемостью особей данного вида чередуются с участками низкой численности. Такие «центры плотности» населения каждого вида и называют, как правило, популяциями.

Популяция — совокупность особей определенного вида, в течение длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство, внутри которой практически осуществляется та или иная степень панмиксии и которая отделена от соседних таких же совокупностей особей той или иной степенью давления изоляции.

Рассмотрим основные положения этого определения.

«Достаточно длительное время» (время при эволюционном подходе обычно определяется числом поколений данного вида) введено в формулировку понятия «популяция», чтобы подчеркнуть разницу между длительно существующими группами особей и сугубо кратковременными группировками, иногда состоящими из до-

вольно большого числа особей. Так, например, саджа (*Sirrapthes paradoxus*) в отдельные годы встречается сравнительно большими группами за тысячи километров от своего обычного центральноазиатского пустынно-полупустынного ареала. Размножающиеся особи этого вида встречены даже в северо-западной Европе. Однако через одно-два поколения эти группы исчезают. Не являются популяциями и группы в несколько десятков рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*), более или менее устойчиво существующие на протяжении одного-двух поколений. Население подобных группировок периодически обновляется или полностью сменяется осенью за счет мигрирующих особей. Популяцией в настоящем примере будет все население рыжих полевок леса, включающее, видимо, несколько тысяч зверьков. Именно это более крупное объединение существует как самостоятельное эволюционное единство длительное время.

Чрезвычайно важным в определении популяции является требование «той или иной степени панмиксии». Именно панмиксия в первую очередь и определяет единство популяции как эволюционной структуры. Степень панмиксии во всех случаях внутри популяции должна быть выше, чем между соседними популяциями. Например, травяные бурые лягушки (*Rana temporaria*), мечущие икру в одном большом озере, конечно, репродуктивно изолированы от лягушек другого озера, расположенного в нескольких километрах от первого, хотя несомненно, что отдельные особи могут попадать из одного озера в другое (травяная лягушка может преодолеть в дождливые годы расстояние в несколько километров по суше).

Приведенное определение касается лишь двуполых, перекрестнооплодотворяющихся форм. В природе, как известно, существуют формы, размножающиеся с помощью деления, почкования, фрагментации, спорообразования (микроорганизмы, некоторые животные и многие растения), либо партеногенетически (многие беспозвоночные, некоторые рыбы, рептилии) или с помощью самооплодотворения (некоторые растения). Однако ясно, что и у таких форм существуют совокупности индивидов, аналогичные популяции. Эти группы особей, принадлежащие к одному клону или чистой линии (или смесь близких по происхождению клонов или чистых линий), занимающие определенный ареал и находящиеся в сходных соотношениях с другими компонентами биогеоценоза.

Основные экологические характеристики популяции

Основные экологические характеристики популяции — величина ее (по занимаемому пространству и численности особей), возрастная и половая структура, а также популяционная динамика.

Популяционный ареал. Пространство (ареал), занимаемое популяцией, может быть различно как для разных видов, так и в пределах одного вида. Например, в большом смешанном лесу средней полосы нашей страны, занимающем более или менее однородный участок местности, в определенном месте может расти небольшая однородная группа деревьев, каких-либо кустарников или многолетних трав, отделенная от других таких же групп особей этого вида расстоянием, обычно непреодолимым для пыльцы. Такая группа особей образует отдельную популяцию со сравнительно небольшим ареалом. С другой стороны, на большом (в сотни гектаров) пойменном лугу может существовать популяция какого-нибудь мелкого травянистого растения. Наблюдения показывают, что одна популяция прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) может занимать от 0,1 до нескольких гектар; отдельные популяции водяной полевки (*Arvicola terrestris*) — от одного до нескольких десятков гектар и т. д.

Величина ареала популяции в значительной мере зависит от степени подвижности особей — *«радиусов индивидуальной активности»*. Если радиус индивидуальной активности невелик, величина популяционного ареала обычно также невелика (табл. 2). У растений радиус индивидуальной активности определяется расстоянием, на которое могут распространяться пыльца, семена или вегетативные части, способные дать начало новому растению.

Таблица 2 **Величина радиуса индивидуальной активности животных и растений**

Вид	Радиус активности
Виноградная улитка (*Helix pomacea*)	несколько десятков метров
Сельдь (*Clupea harengus*)	несколько сот километров
Песец (*Alopex lagopus*)	несколько сот километров
Северный олень (*Rangifer farandus*)	более ста километров
Ондатра (*Ondatra zibetica*)	несколько сот метров
Усатые киты (*Mysticeti*)	несколько тысяч километров
Дуб (пыльца) (*Quercus petraea*)	несколько сот метров

Во многих других случаях *трофический ареал* не совпадает с *репродукционным* (с эволюционно-генетической точки зрения нас прежде всего интересует именно репродукционный ареал). Несмотря на огромный трофический ареал белого аиста (*Ciconia alba*), обитающего в Европе, а зимой — в Африке, каждая пара птиц возвращается обычно в район своего старого гнезда и популяции аистов, хотя и смешиваются на местах зимовок, но во время размножения, занимают сравнительно небольшую территорию.

Численность особей в популяции. В связи с размерами ареала популяций может значительно изменяться и численность особей в популяциях. У насекомых и мелких растений открытых прост-

ранств численность особей в отдельных популяциях может достигать сотек тысяч и миллионов особей. С другой стороны, популяции животных и растений могут быть сравнительно очень небольшими по численности. Численность популяции стрекоз (*Leucorrhinia albifrons*) на одном из озер Подмосковья достигала порядка 30 тыс. особей, а численность десятков изученных популяций прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) — от нескольких сотен до нескольких тысяч особей; численность одной из популяций земляной улитки (*Cepea nemoralis*) — лишь 1000 экз.

С вопросом о численности популяций связана проблема минимальных численностей. Как будет показано далее, численность популяции, как и остальные популяционные характеристики, варьирует. Варьирующие совокупности малой численности имеют высокую степень вероятности прекращения существования. Поэтому численность популяции, как длительно существующей автономной системы, не может быть ниже некоторых пределов. В каждом конкретном случае минимальная численность популяции окажется специфической для разных видов. Вряд ли возможно эволюционно длительное существование популяции с численностью меньше нескольких сотен особей. Об этом стоит напомнить в связи с возникающей в наше время проблемой сокращения численности многих видов. Человек часто сокращает численность популяции до размеров, при которых неизбежно автоматическое вымирание. В таком положении, видимо, находится сейчас тигр на Дальнем Востоке: по разным подсчетам численность очень разреженной ныне популяции тигра составляет менее сотни особей. Несмотря на строгие меры охраны возможна ситуация, при которой случайное уменьшение численности (пожар, наводнение и др.) сократит популяцию настолько, что оставшиеся единицы, не находя с достаточной частотой партнеров для размножения, вымрут на протяжении немногих поколений. В аналогичном положении могут оказаться и другие крупные животные или редкие растения (например, орхидея «венерин башмачок», распространенная в центральных районах страны и др.).

Динамика популяции. Размеры популяции (пространственные и по числу особей) подвержены постоянным колебаниям. Причины такой динамики популяций в пространстве и времени чрезвычайно многообразны и, в общей форме, сводятся к влиянию биотических и абиотических факторов. Масштабы такой динамики численности особей в популяции могут быть весьма значительными. Так, на одном из небольших островков у юго-западного побережья Англии обитает в диком виде популяция кроликов (*Oryctolagus cuniculus*). В период максимальной численности (осенью благоприятного по кормовым условиям года) общее число кроликов достигало 10 000, а однажды, после холодной и малокормной зимы,— сократилось до 100 особей. Еще более значительны сезонные колебания численности некоторых беспозвоночных (мух, комаров и др); по очень приблизительным подсчетам сезонная численность их может колебаться в сотни тысяч и миллионы раз!

Кроме сезонных колебаний численности известны несезонные (периодические и непериодические) изменения численности особей в отдельных популяциях (рис. 31).

Впервые на большое эволюционное значение колебаний численности особей в популяциях обратил внимание С. С. Четвериков (1905), он назвал их *«волнами жизни»*. Эти волны играют роль одного из факторов эволюции (см. гл. 9), резко и ненаправленно изменяющего генетический состав популяций.

Возрастной состав популяции. Популяция состоит из разных по возрасту и полу особей. Для каждого вида, а иногда и для каждой популяции внутри вида, характерны свои соотношения возрастных групп. На эти соотношения влияют общая продолжительность жизни, время достижения половой зрелости, интенсивность размножения — особенности, вырабатываемые в процессе эволюции как приспособления к определенным условиям.

Рассмотрим несколько примеров. Предельно проста возрастная структура популяций таких млекопитающих-эфемеров, как землеройки (*Sorex*). Весной на свет появляются один-два приплода, взрослые вскоре вымирают, и к осени вся популяция состоит лишь из молодых неполовозрелых животных. К весне все перезимовавшие достигают половой зрелости, и цикл повторяется. Значительно сложнее возрастная структура популяции стадных крупных млекопитающих. В стаде белух (*Delphinapterus leucas*) есть первая возрастная группа, состоящая из детенышей этого года рождения; вторая возрастная группа, включающая подросших детенышей прошлого года рождения, третья возрастная группа — половозрелые животные в возрасте 2—3 лет, но обычно не размножающиеся; и, наконец, четвертая возрастная группа — взрослые размножающиеся особи в возрасте от 4—5 до 16—20 лет. Как и обычно у млекопитающих, у белух возможно скрещивание между взрослыми животными нескольких поколений.

В еще более яркой форме сложный возрастной состав популяции характерен для некоторых древесных растений. В дубовом лесу одновременно плодоносят и опыляют друг друга дубы в возрасте более ста лет и совсем молодые деревья, которые только-только созрели.

Интересно, что для популяции, состоящей в основном из молодых особей (у многих мелких млекопитающих с малой продолжительностью жизни, птиц, большинства видов насекомых и многих других беспозвоночных, размножающихся один раз в жизни), характерны чрезвычайно резкие колебания численности. Напротив, среди сравнительно долго живущих форм половозрелая часть популяции всегда численно больше неполовозрелой и для таких популяций характерны лишь незначительные колебания численности особей.

Половой состав популяции. Известно, что генетический механизм определения пола обеспечивает расщепление потомства по полу в отношении 1:1 (первичное соотношение полов). В силу разной жизнеспособности мужского и женского организма (разная

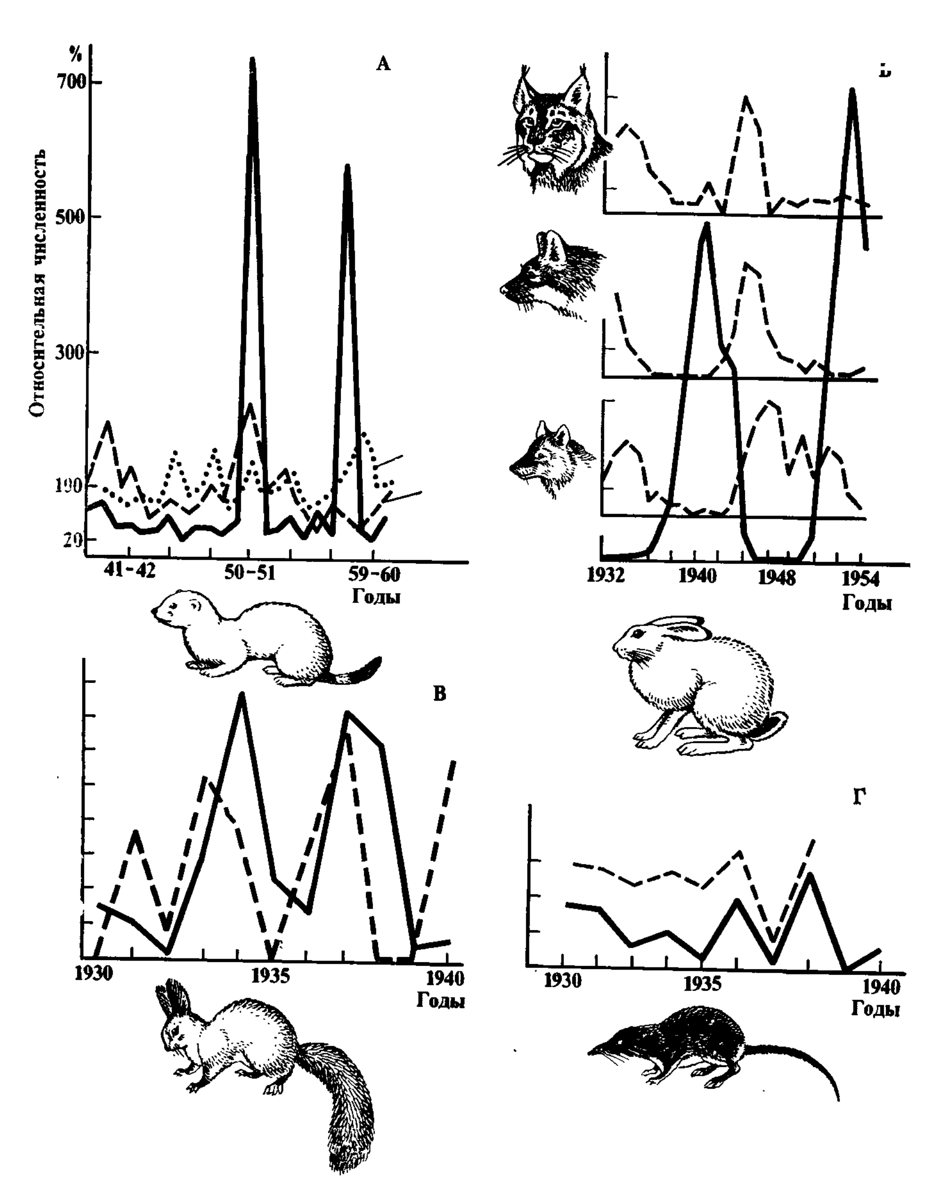


Рис. 31. Характер колебаний численности особей в популяциях некоторых млекопитающих. *А* — горностай *(Mustela nivalis)* в трех разных популяциях: *Б* — рысь *(Felix linx)*, *лисица (Vulpes vulpes)*, волк *(Canis lupus)* и заяц-беляк *(Lepus timidus)* в группе популяций Севера Европейской части СССР; *В* — белка *(Sciurus vulgaris)* Костромской популяции (пунктиром обозначен урожай семян ели); *Г* — обыкновенная землеройка *(Sorex araueys)* (пунктиром обозначена высота весенних паводков) (по данным разных авторов из Н. В. Тимофеева-Ресовского и др., 1973)

жизнеспособность, несомненно, эволюционно выработанный признак) это первичное соотношение порой уже заметно отличается от вторичного (характерно при родах у млекопитающих) и тем более заметно отличается от третичного — характерного для взрослых особей. У человека, например, вторичное соотношение полов составляет 100 девочек на 106 мальчиков, к 16—18 годам это соотношение (в результате повышенной мужской смертности) выравнивается, и к 50 годам составляет 85 мужчин на 100 женщин, а к 80 годам — 50 мужчин на 100 женщин.

И у животных, и у растений, вторичное и третичное соотношение полов может колебаться в очень незначительных пределах у разных видов. У некоторых мух, например, существуют популяции, состоящие исключительно из самок. Только из самок состоят популяции ряда партеногенетических видов насекомых и ряда других животных. Интересно заметить, что доля партеногенетических самок в разных популяциях может значительно варьировать. Другой крайний случай в соотношении полов связан с эволюционно возникшей исключительно лабильной системой определения пола. Так, у корнеплода *Arisaema japonica* решающим фактором во вторичном определении пола является вес клубней: самые крупные и хорошо развитые клубни дают растения с женскими цветами, а мелкие и слабые — с мужскими цветами. Личинка червя *Boniella viridis* развивается в самку, если после некоторого периода жизни в море она не сможет прикрепиться к другой взрослой самке, если же личинка прикрепится к взрослой самке, то из нее всегда получается самец; самцы фактически паразитируют на самках, они в десятки раз меньше их по размерам и выполняют единственную функцию — оплодотворение яиц.

Знание экологической структуры популяции (включающей величину популяции и ее динамику в пространстве и во времени, возрастной и половой состав особей и другие особенности, изучаемые популяционной экологией) является обязательным условием глубокого изучения популяций как единиц эволюции в природе.

Основные эволюционно-генетические характеристики популяций

Эволюционные изменения признаков и свойств организмов обусловлены изменением генотипов, поэтому понимание основных генетических процессов, происходящих в популяции, необходимо для всей современной эволюционной теории.

Норма реакции. Любые признаки организма, даже те, которые способны очень сильно изменять свое проявление в зависимости от действия различных внешних биотических и абиотических факторов, наследственны. Наследуются не сами признаки, а код наследственной информации, определяющий комплекс возможностей развития — *норма реакции* генотипа, в пределах которой возможно не приводящее к гибели взаимодействие развивающейся

особи со средой. При этом наследственная реализация каждого признака или свойства определяется не одним, а, как правило, очень многими генами (принцип полимерии в действии генов); с другой стороны, любой ген оказывает влияние не на один, а на многие признаки (принцип плейотропии в действии гена). Границы характерной для данного генотипа нормы реакции могут быть выражены, таким образом, лишь совокупностью фенотипов, развивщихся из данного генотипа при всех возможных условиях среды.

Частоты генов, генотипов и фенотипов. В основе генетического изучения популяций лежат закономерности наследования признаков, определяемые открытыми Г. Менделем и его последователями механизмом распределения хромосом и генов в мейозе и случайным сочетанием гамет при оплодотворении.

Начало собственно генетического изучения популяций положила работа В. Иоганнсена «О наследовании в популяциях и чистых линиях» (1903), экспериментально доказавшая эффективность действия отбора в гетерогенной смеси генотипов (все природные популяции). Одновременно была продемонстрирована неэффективность действия отбора в чистых линиях — потомстве одной самооплодотворяющейся особи, сравнительно однородном по наследственным свойствам.

Сейчас известно, что все природные популяции гетерогенны, они насыщены мутациями. Генетическая гетерогенность любой популяции при отсутствии давления внешних факторов должна быть неизменной, находиться в определенном равновесии. Это показано расчетами, впервые сделанными Г. Харди (1908).

Рассмотрим два упрощенных примера.

Предположим, что в популяции число форм гомозиготных по разным аллелям одного гена (*AA* и *aa*) одинаково. Если особи — носители данных аллелей совершенно свободно скрещиваются друг с другом, то возможны следующие комбинации:

Самки	Самцы	
	0,5 *A*	0,5 *a*
0,5 *A* 0,5 *a*	0,25 *AA* 0,25 *Aa*	0,25 *Aa* 0,25 *aa*

Цифры показывают, что в данном поколении в популяции будут возникать гомозиготы *AA* и *aa* с частотой по 0,25, а гетерозиготы *Aa* — с частотой 0,50. Это же соотношение сохранится и в следующем поколении: частота гамет с рецессивным аллелем *a* составит 0,5 (0,25 от гомозигот *aa*+0,25 от гетерозигот *Aa*), также как и частота гамет с доминантным аллелем *A* (0,25 от гомозигот *AA*+0,25 от гетерозигот *Aa*). Это же соотношение сохранится во всех следующих поколениях, если не будет нарушено каким-либо внешним давлением.

Конечно, в подавляющем большинстве случаев в популяции встречается разное число гомозигот *AA* и *aa*. Разберем пример, когда частота аллелей данного гена в популяции будет 0,7 *a*, 0,3 *A*;

Таким образом, в потомстве на 100 зигот будет 9 гомозигот *АА*, 49 гомозигот *аа* и 42 гетерозиготы *Аа*. В следующем поколении гаметы с аллелем *А* будут возникать с частотой 0,3 (0,09 от гомозигот *АА*+0,21 от гетерозигот *Аа*), а гаметы с аллелем *а* будут возникать опять-таки с частотой 0,7 (0,49 от гомозигот *аа*+0,21 от гетерозигот *Аа*). Как и в первом примере, это соотношение сохранится в каждой последующей генерации.

Самки	Самцы	
	0,3 *А*	0,7 *а*
0,3 *А* 0,7 *а*	0,09 *АА* 0,21 *Аа*	0,21 *Аа* 0,49 *аа*

Если частоту встречаемости одного аллеля данного гена определить как q, то частота альтернативного аллеля того же гена может быть определена как $1 - q$. В потомстве свободно скрещивающихся особей должны быть следующие отношения таких аллелей:

♀♀	♂♂	
	q	$(1-q)$
q	$q \cdot q$	$q \cdot (1-q)$
$(1-q)$	$q \cdot (1-q)$	$(1-q) \cdot (1-q)$

что при суммировании дает

$$q^2 + 2q(1-q) + (1-q)^2,$$

$$\text{или } [q + (1-q)]^2.$$

Эта формула носит название формулы Харди — Вайнберга и позволяет рассчитывать относительную частоту генотипов и фенотипов в популяции. Например, предположим, что в популяции каких-либо жуков обнаружены красные формы с частотой 25% (или 0,25) и черные — с частотой 75% (или 0,75); черный цвет определяется доминантным аллелем *А*, а красный — рецессивным аллелем *а*. При этом частота встречаемости генотипов *аа* составит $(1-q)^2=0{,}25$, а частота встречаемости аллеля *а* составит $\sqrt{(1-q)^2}=\sqrt{0{,}25}=0{,}5$. Согласно той же формуле частота доминантного аллеля *А* составит $1-0{,}5=0{,}5$, а частота гомозиготных доминантных генотипов *АА* составит в популяции $q^2=0{,}5^2=0{,}25$.

Итак, при анализе природных совокупностей особей (популяций) необходимо различать понятия *частота гена* (количественное соотношение аллелей одного какого-либо локуса), *частота генотипа* (количественное соотношение разных генотипов) и *частота фенотипа* (количественное соотношение разных фенотипов).

Формула Харди пригодна лишь для предельно упрощенной ситуации, для идеальной бесконечно большой популяции (иногда ее называют «менделевской») и при отсутствии давления каких-либо факторов. Кроме того, как известно, на частоту фенотипов оказывает влияние не только частота данного аллеля, но и такие его свойства, как доминантность, рецессивность, пенетрантность и экс-

прессивность. Следовательно, при анализе природных популяций формула Харди применима лишь с большими оговорками.

Гетерогенность популяции. С. С. Четвериков (1926), исходя из формулы Харди, рассмотрел реальную ситуацию, складывающуюся в природе. Мутации обычно возникают и сохраняются в рецессивном состоянии и не нарушают общего облика популяции; популяция насыщена мутациями «как губка».

Генетическая гетерогенность природных популяций, как показали многочисленные эксперименты,— главнейшая их особенность. Эта гетерогенность, возникающая и поддерживаемая за счет появления время от времени новых мутаций, в каждый период существования популяции поддерживается процессом рекомбинации (только у форм с бесполым размножением вся наследственная изменчивость зависит от мутаций). Половое размножение является одним из наиболее важных эволюционных приобретений. Происходящая при половом размножении комбинаторика наследственных признаков дает неограниченные возможности для создания генетического разнообразия в популяции. Расчеты показывают, что в потомстве от скрещивания двух особей, различающихся лишь по 10 локусам, каждый из которых представлен 4 возможными аллелями, окажется около 10 млрд. особей с различными генотипами. При скрещивании особей, различающихся в общей сложности по 1000 локусам, каждый из которых представлен 10 аллелями, число возможных наследственных вариантов (генотипов) в потомстве составит 10^{1000}, т. е. многократно превзойдет число электронов в известной нам Вселенной.

Эти потенциальные возможности никогда не реализуются даже в ничтожной степени хотя бы только из-за ограниченной численности любой популяции.

Генетическая гетерогенность, поддерживаемая мутационным процессом и скрещиванием, позволяет популяции (и виду в целом) использовать для приспособления не только вновь возникающие наследственные изменения, но и те, которые возникли очень давно и существуют в популяции в скрытом виде. В этом смысле гетерогенность популяций обеспечивает существование *«мобилизационного резерва»* наследственной изменчивости (С. М. Гершензон).

В настоящее время все основные проблемы генетики популяций могут быть сведены к проблеме динамики генетического состава популяции во времени и пространстве. В этой проблеме, интересующей нас в эволюционном плане, должна быть выделена проблема внутрипопуляционного генетического полиморфизма.

Внутрипопуляционный полиморфизм. *Существование двух или более генетически различных форм в популяции в состоянии длительного равновесия называется полиморфизмом.* Примерами такого внутрипопуляционного полиморфизма могут быть существование в популяции хомяков (*Cricetus cricetus*) Украины обычных и меланистических (черных) форм; черной и красной форм у двуточечной божьей коровки; трех форм цветков у примулы (рис. 32) и др. Все многообразные случаи полиморфизма по ме-

.анизму возникновения и поддержания разделяются на две большие группы: *гетерозиготный полиморфизм и адаптационный полиморфизм.*

Гетерозиготный полиморфизм может быть проиллюстрирован следующим примером. Была создана численно равновесная экспериментальная популяция *Drosophila melanogaster* из мух, содержащих в своем генотипе мутацию ebony (потемнение тела). Через несколько поколений от начала наблюдений (у дрозофилы длительность поколения составляет около месяца) процент мух с мутацией ebony начал резко сокращаться и примерно к 10-му поколению стабилизировался на уровне около 10% (рис. 33) — наступило состояние устойчивого полиморфизма. Генетический анализ показал, что причина снижения числа мух с мутацией и установления их концентрации на определенном уровне определялась тем, что выживали преимущественно лишь гетерозиготы. Гомозиготы по мутации ebony и гомозиготы без мутации в данных условиях разведения оказывались менее жизнеспособными. При расщеплении же гетерозигот в потомстве (см. правило Харди — Вайнберга) в каждом поколении появлялись гомозиготные мутантные особи, гомозиготные особи не несущие мутацию и, наконец, гетерозиготные, несущие мутацию ebony в скрытом состоянии. Из этих трех возможных вариантов выживали по преимуществу гетерозиготы, и цикл повторялся снова. Из этого примера ясно, что *гетерозиготный полиморфизм устанавливается в результате давления на популяцию естественного отбора, положительно отбирающего гетерозигот.* Полиморфизм же является автоматическим следствием менделевского расщепления в популяции отбираемой формы.

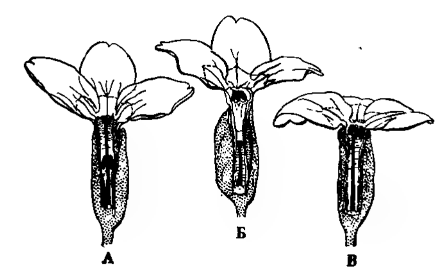


Рис. 32. Пример внутрипопуляционного полиморфизма: гетеростилия у примулы (*Primula vulgaris*) (из Ф. Шеппарда, 1970).

В природных популяциях этого вида всегда существуют особи с длинным пестиком и короткими пыльниками (*А*), особи с длинными пыльниками и коротким пестиком (*Б*) и особи с одинаковыми по длине пестиками и пыльниками (*В*). Самоопыление возможно только у последних цветов: гетеростилия является эффективным средством морфофизиологической изоляции, способствующим перекрестному опылению

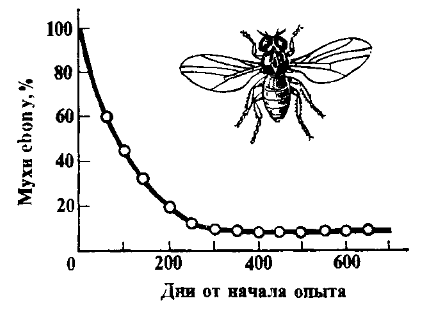


Рис. 33. Пример одного из двух главных типов внутрипопуляционного полиморфизма: гетерозиготный полиморфизм, устанавливающийся в популяции *Drosophila melanogaster* по мутации ebony в результате некоторого повышения жизнеспособности гетерозигот по сравнению с обоими гомозиготами (из Н. В. Тимофеева-Ресовского и др., 1969)

При естественном отборе возникает и вторая форма полиморфизма — *адаптационный полиморфизм.* В этом случае *две или*

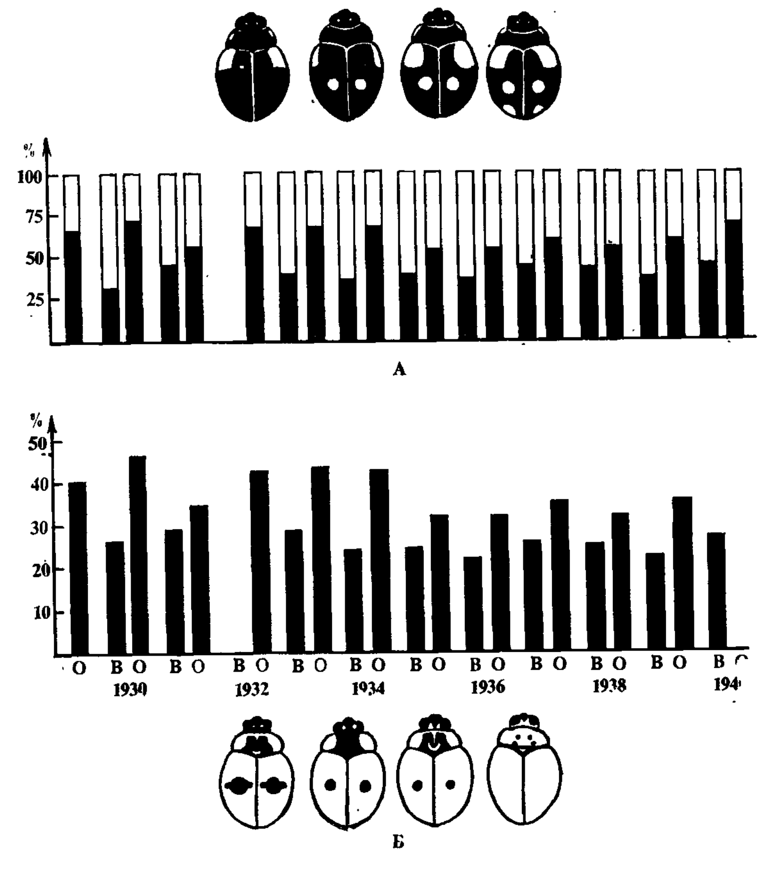


Рис. 34. Адаптационный полиморфизм в популяции двухточечной божьей коровки (*Adalia bipunctata*). *А* — процентное содержание черной и крас ной форм при весеннем (В) и осеннем (О) сборах; *Б* — частота доми нантного гена, определяющего фон черной окраски (по Н. В. Тимофе еву-Ресовскому и Ю. М. Свирежеву, 1965)

несколько генетически различных форм внутри популяции подвер гаются положительному отбору в разных экологических условия. Одним из наиболее изученных примеров этого рода является слу чай с красными и черными формами двухточечных божьих коровок (рис. 34). В изученной популяции осенью — при уходе на зимов ку — на протяжении 10 лет черных форм было более 50% (от 50 до 70%), а весной — при выходе из зимовки (этот вид зимует в боль ших скоплениях, по нескольку сотен и даже тысяч особей в глубо ких щелях между камнями и в подобных местообитаниях) — от 30 до 45%. Соответственно красных форм осенью было меньше 50%, а весной — всегда больше. Анализ показал, что красные формы лучше переносят зимой холод, а черные — интенсивнее размножа ются летом. Поэтому отбор направлен на сохранение бо́льшего чис

на красных жуков зимой и черных — летом. Так разнонаправленное давление отбора в отдельные периоды жизни популяции приводит к выработке устойчивого адаптационного полиморфизма (см. гл. 9 и 10).

Генетическое единство популяции. Одним из наиболее важных выводов популяционной генетики является положение о генетическом единстве популяции: несмотря на гетерогенность составляющих ее особей (а может быть, именно вследствие этой гетерогенности) *любая популяция представляет сложную генетическую систему, находящуюся в динамическом равновесии.* Популяция — минимальная по численности система — самостоятельная, с генетической точки зрения, и может продолжить свое существование на протяжении неограниченного числа поколений. Причины этого кроются не только в невозможности длительного сохранения сравнительно малочисленных группировок, но и в том, что (как хорошо известно из курса генетики) близкородственное скрещивание ведет к гомозиготизации. При этом происходит выщепление в потомстве многих, в том числе обычно понижающих жизнеспособность, мутаций, что резко снижает жизненные возможности такой близкородственной группы. Только в настоящей природной популяции, при достаточном числе генетически разнообразных партнеров по спариванию, возможно поддержание на необходимом уровне генетической разнокачественности всей системы в целом. Этим свойством не обладают ни особь, ни отдельная семья или группа семей (*дем*).

Поскольку внутри вида популяции могут обмениваться особями (а следовательно, и скрещиваться), то первично популяция от популяции отличается не специфическими морфофизиологическими признаками, присущими всем особям данной популяции в отличие от соседних, а частотами разных генов (количественным соотношением разных аллелей и частотами фенотипов).

Итак, основными генетическими характеристиками популяции являются: постоянная наследственная гетерогенность, внутреннее генетическое единство и динамическое равновесие отдельных генотипов, входящих в популяцию. Эти особенности определяют организацию популяции как элементарной эволюционной единицы.

Основные морфофизиологические характеристики популяции

Как правило, популяции отличаются одна от другой по частоте встречаемости особей того или иного фенотипа, т. е. статистически. Развивающиеся в последние десятилетия методы популяционной морфофизиологии позволяют весьма точно улавливать такие отличия в природе и эксперименте.

Не всегда удается найти такой признак, присутствие или отсутствие которого в заметной концентрации характеризует ту или иную популяцию по сравнению с соседними. Иногда проще и на-

дежнее при сравнении морфофизиологических особенностей применять такие статистические методы, которые позволили бы одновременно сопоставлять популяции по многим признакам.

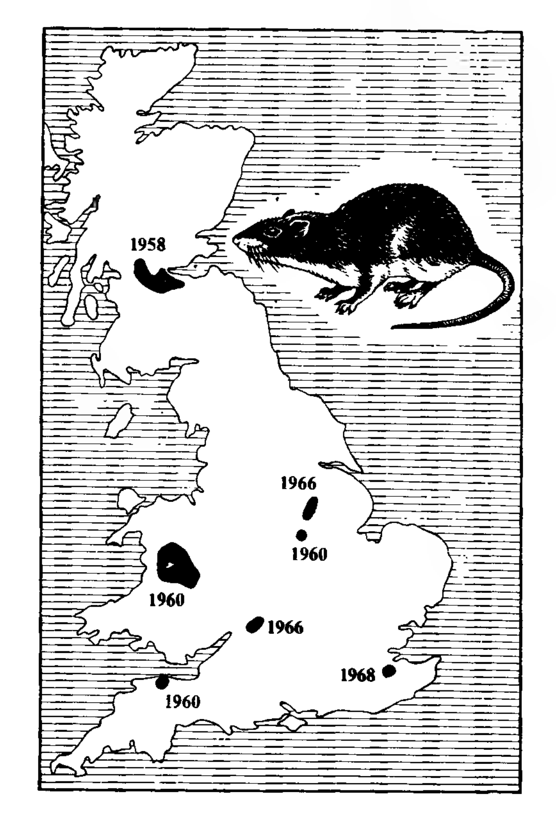


Рис. 35. Пример характеристики популяций по отдельному признаку: места обнаружения резистентных к антикоагулянту варфарину групп серых крыс (*Rattus norvegicus*) в Англии в разные годы (по Д. Друммонду, 1970)

В удачных случаях возможно характеризовать популяции по отдельным, хорошо учитываемым признакам. На рис. 35 приведена карта встречаемости в Англии серых крыс (*Rattus norvegicus*), не чувствительных к очень сильному антикоагулянту варфарину, используемому для борьбы с мелкими грызунами. Генетическая природа этого признака сложна, так что нельзя сказать, что устойчивость к варфарину обусловлена действием какого-то определенного гена. Легкость обнаружения сделала этот физиологический признак удобным признаком — маркером для определения границ, занимаемых определенными популяциями. Впрочем, под влиянием бессознательного отбора нечувствительные к варфарину крысы к 1972 г. распространились по всей Англии.

Сопоставление аналогичных данных, полученных по другим признакам, позволяет с большой степенью надежности характеризовать разные популяции, оконтуривать их границы, выяснять степень сходства с соседними популяциями, строить обоснованные гипотезы о путях исторического развития отдельных популяций и их групп, выяснять действие различных эволюционных факторов. Во всех этих случаях приходится морфологические и физиологические признаки описывать как и при изучении генетики популяции в частотах встречаемости, т. е. подходить к изучению морфофизиологии популяций как бы с генетических позиций. Особенно успешным бывает такой подход при использовании элементарных, простейших признаков, которые часто называют «фена-

ни». Примерами фенов могут служить красная и черная окраска элитр у двухточечной божьей коровки (см. рис. 34), наличие или отсутствие пленки на зерне, зазубренная или гладкая ость в колосе пшениц и множество подобных качественных, альтернативных, признаков (рис. 36).

Отдельные особи, входящие в разные популяции одного вида, могут не различаться по выбранным признакам. Однако любая популяция всегда отличается от соседней статистически, по комплексу частот встречаемости разных признаков. Таким образом, популяция едина не только экологически и генетически, но и морфофизиологически.

Популяция — элементарная эволюционная единица

Популяция — низшая самостоятельная эволюционная структура. Вид, подвид, группы из нескольких близких популяций, естественно, тоже обладают собственной эволюционной судьбой, но они не элементарные, далее неделимые единицы организации жизни. В эволюционном процессе неделимой единицей оказывается популяция, всегда выступающая как экологическое, морфофизиологическое, наконец, что самое важное,— генетическое — единство.

Изменения отдельных изолированных особей ни к каким эволюционным изменениям привести не могут. Особи, в которых произошли те или иные наследственные изменения, должны находиться в сообществе особей того же вида (достаточно многочисленном и длительно существующем). Только в пределах такого сообщества индивидуально возникшее изменение может стать групповым, а затем эволюционным. Поэтому ни особь, ни близкородственные совокупности особей (семья, дем и другие временные внутрипопуляционные подразделения) не могут быть элементарными эволюционными единицами. Эволюируют не особи, а группы особей. И популяция — самая мелкая из групп, способных к самостоятельной эволюции.

Этот вывод о важнейшем положении популяции в системе многих других форм и единиц организации жизни, которые можно найти в природе, не умаляет эволюционного значения ни особи, ни вида. Особь в эволюции — объект действия главного эволюционного фактора -- отбора. Вид же — качественный этап эволюционного процесса.

Элементарное эволюционное явление — изменение генотипического состава популяции

Одним из основных свойств популяции является генетическая гетерогенность (стр. 104). Даже недавно возникшие клоны и чистые линии очень скоро под давлением мутационного процесса становят-

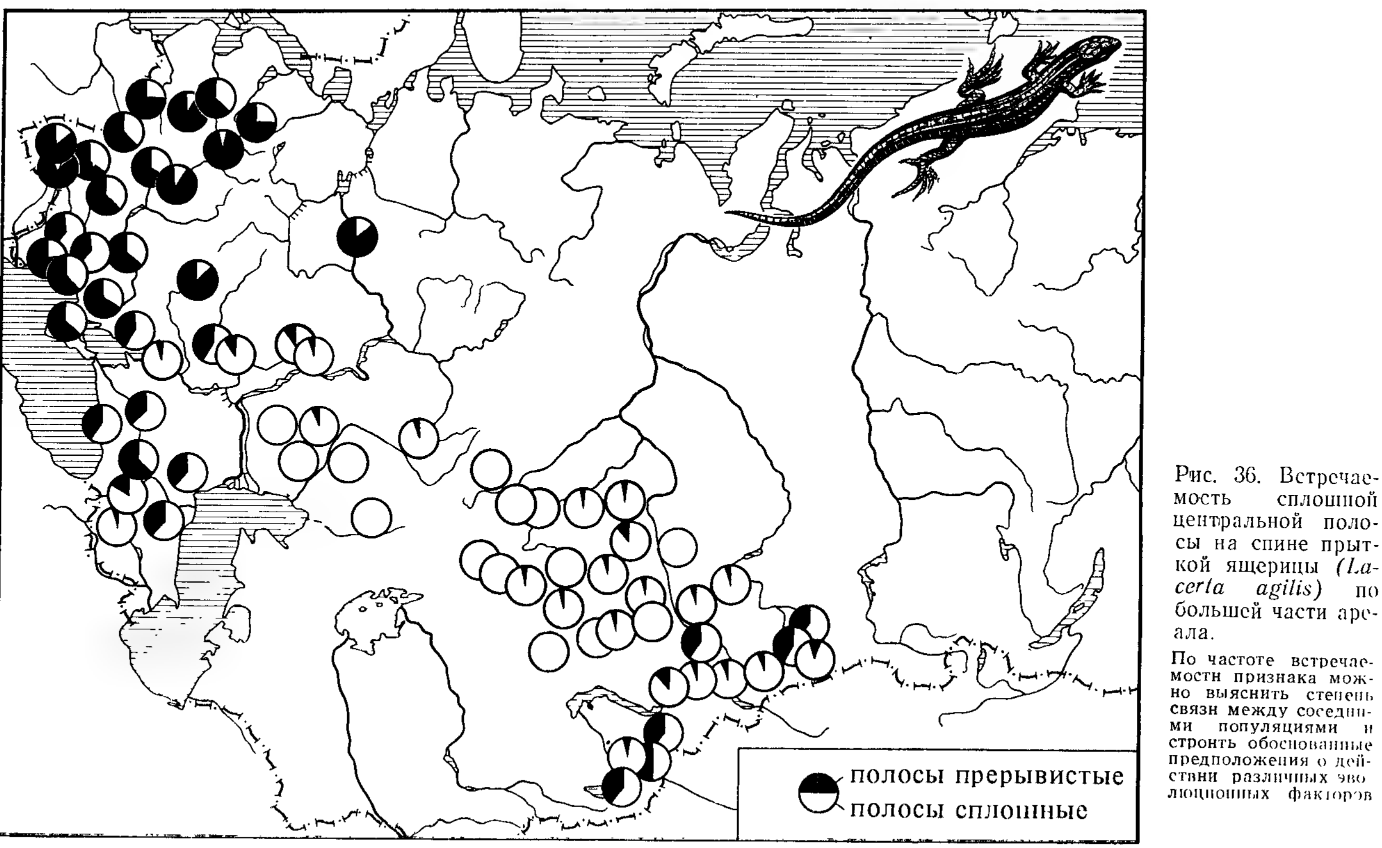


Рис. 36. Встречаемость сплошной центральной полосы на спине прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) по большей части ареала.

По частоте встречаемости признака можно выяснить степень связи между соседними популяциями и строить обоснованные предположения о действии различных эволюционных факторов

ся гетерогенными смесями. Эта гетерогенность всех популяций определяется не только постоянным давлением мутационного процесса, но в большей степени — комбинаторикой, рекомбинацией генотипов в процессе перекрестного скрещивания. Популяции, таким образом, всегда смесь разных генотипов. При этом в отсутствие каких-либо давлений со стороны или при сохранении постоянства условий существования генетический состав популяций, слегка флуктуируя, будет оставаться, в среднем, статически неизменным (см. стр. 102).

Если же популяция испытывает сильное давление со стороны каких-либо внешних факторов или если оно будет не очень сильным, но постоянно направленным, то неизбежно произойдет *изменение генотипического состава популяции.* При этом эволюционно значимым окажется не флуктуация около некоей средней, а именно изменение генофонда, достаточно значимое и длительное.

Такое *изменение генотипического состава популяции будет элементарным эволюционным явлением.* Другими словами, *элементарным эволюционным явлением считается длительное и векторизованное изменение популяционного генофонда.*

Подчеркнем, что такое элементарное эволюционное явление еще не является эволюционным процессом, эволюцией (см. гл. 8). Однако без изменения генотипического состава популяции немыслимо протекание эволюционного процесса любого — начиная от самого мелкого, до самого крупного — масштаба. Рассмотрим пример возникновения элементарного эволюционного явления, относящийся к экспериментальным популяциям дрозофилы (отбор на увеличение и уменьшение числа абдоминальных щетинок). Отбор на увеличение числа щетинок на протяжении 20 поколений был весьма эффективен (рис. 37), затем произошло такое снижение интенсивности размножения, что для сохранения линии от вымирания отбор пришлось прервать. Без отбора в течение пяти поколений популяция достигла равновесия в отношении числа щетинок и после некоторой флуктуации равновесие сохранялось на протяжении более 70 поколений (на рисунке приведены результаты только части опытов). На 24-м поколении из этой линии была выделена новая линия (см. рис. 37, *1а*), отбор в ней быстро привел к увеличению числа щетинок, которое не сократилось и после прекращения отбора.

Отбор на уменьшение числа щетинок (*2*) оказался практически менее эффективным, и несколько линий, в которых делались попытки отбора, быстро вымирали.

Оценивая результат этого эксперимента, можно заметить, что устойчивое изменение генотипического состава популяции произошло лишь в результате направленного отбора в трех случаях. На фоне этих трех устойчивых сдвигов видны многочисленные постоянные отклонения, появляющиеся на протяжении жизни 1—2 поколения, после чего характеристики популяции снова возвращаются к исходной средней. Лишь возникновение трех новых

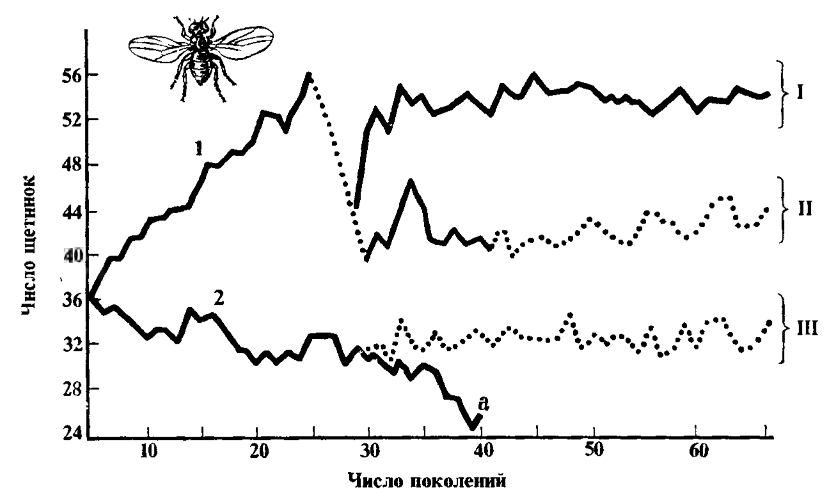


Рис. 37. Пример возникновения элементарного эволюционного явления при искусственном отборе по числу абдоминальных щетинок в экспериментальных популяциях *Drosophila melanogaster* (по П. Эрлиху и Р. Холму, 1966).

Линии дрозофилы, не подвергавшиеся отбору, показаны пунктиром; *а* — линия вымерла в результате стерильности потомства. В линии *1* отбор шел на увеличение числа щетинок, в линии *2* — на уменьшение.

В результате отбора на протяжении многих (десятков!) поколений происходит возникновение элементарных адаптивных явлений (соответствующих уровням численности щетинок *I*, *II*, *III*)

устойчивых состояний равновесия можно считать элементарными эволюционными явлениями. Другие примеры возникновения элементарных эволюционных явлений приведены в гл. 9—11.

Таким образом, элементарное эволюционное явление — не флуктуация, а достаточно длительное изменение генотипического состава популяции, переход одного генотипического равновесия в другое.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наблюдаемая в природе, известная по экологическим, морфофизиологическим и генетическим свойствам популяция является элементарной единицей эволюционного процесса.

Это связано прежде всего с генетическим единством особей, составляющих популяцию, с одной стороны, и возможностью неограниченно длительного существования такой группировки особей — с другой.

Выделение элементарной эволюционной единицы имеет важное методологическое значение, отражая одно из важнейших свойств живого на Земле — свойство дискретности.

Выделение элементарной эволюционной единицы позволяет описать элементарное эволюционное явление (каковым является

стойкое изменение генетического состава популяции) и, как показано далее, выделить и описать действие элементарных эволюционных факторов. Но прежде необходимо рассмотреть, что же такое элементарный эволюционный материал.

ГЛАВА 8 ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ ЭВОЛЮЦИОННЫЙ МАТЕРИАЛ — НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Элементарная единица эволюционного процесса — популяция — группа генетически связанных между собой особей, способная к неограниченно долгому существованию и изменениям в природе. Изменение генотипического состава популяции — элементарное эволюционное явление. Из этого следует, что эволюционным материалом могут быть любые генотипически различные особи и группы особей. Успехи классической генетики позволили классифицировать и изучить основные формы наследственной изменчивости, а также выяснить значение изменчивости разных типов для протекания эволюционного процесса. Изучение роли разнообразных проявлений изменчивости в эволюции позволило сформулировать представление об элементарном эволюционном материале.

Изменчивость наследственная и ненаследственная

Двух одинаковых особей в природе найти невозможно; даже в потомстве одной пары родителей особи всегда будут отличаться. Этот важный вывод, сделанный Ч. Дарвином на основании анализа наблюдений в природе и практики животноводства и растениеводства, впоследствии был подтвержден разнообразным фактическим материалом.

Изменчивость — свойство органической природы. В природе существует всеобщая изменчивость: нет двух одинаковых молекул, нет двух одинаковых атомов, нет двух статичных и неизменных электронов. Даже при абсолютном нуле (—273° С) электроны не перестают двигаться по своим орбитам, не прекращается тер-

мическая флуктуация атомов. Эта флуктуация атомов статистически неизбежно, спонтанно (без каких-либо внешних влияний) определяет время от времени происходящие нарушения в молекулах, шифрующих код наследственной информации. В результате этого при редупликации возникает не абсолютная копия молекулы ДНК: редупликация оказывается *конвариантной* (см. гл. 1). Благодаря матричному принципу эти изменения (мутации) в строении наследственной матрицы будут многократно воспроизводиться, если возникшие изменения не будут значительно снижать общую жизнеспособность новых особей. В процессе матричного копирования наследственных молекул происходят, как показывают наблюдения, ошибки в последовательности расположения нуклеотидов — как бы опечатки, также ведущие к наследственным изменениям. Эти две причины — спонтанный мутационный процесс и ошибки копирования — первопричины всеобщей изменчивости признаков и свойств в органическом мире и составляют содержание спонтанного мутационного процесса, всегда происходящего у всех видов живых организмов.

Фенотипическая, генотипическая и паратипическая изменчивость. Во времена Ч. Дарвина всю наблюдаемую изменчивость делили на две категории: изменчивость наследственную и ненаследственную. В настоящее время такое разделение правильно лишь в самых общих чертах. Генетика показала, что ненаследственных признаков нет и быть не может: *все признаки и свойства организма в той или иной степени наследственны.* В процессе размножения от поколения к поколению передаются не признаки, а код наследственной информации, определяющий лишь возможность развития будущих признаков в определенном диапазоне. Наследуется не признак, а *норма реакции* развивающейся особи на действие внешней среды (см. гл. 7).

Вся наблюдаемая изменчивость какого-либо признака или свойства в пределах нормы реакции называется *фенотипической. Фенотип — совокупность всех внутренних и внешних структур и функций данной особи, развивающаяся как один из возможных вариантов реализации нормы реакции в определенных условиях.* В общей фенотипической изменчивости популяции могут быть выделены две доли: *генотипическая,* или наследственная, и *паратипическая,* вызванная внешними условиями. Доля генотипической изменчивости популяции характеризует *наследуемость* данного признака. Приведем два хорошо изученных примера из практики животноводства.

Известно, что жирность молока, содержание белка в молоке и общая молочная продуктивность особей в стаде рогатого скота (*Bos taurus*) обнаруживают высокую фенотипическую изменчивость. Генетические исследования показали, что величина наследуемости для первых двух признаков очень высока и колеблется от 60 до 70%, тогда как наследуемость общей продуктивности (величины удоя) не превышает 33%. Соответственно этому эффективность отбора оказалась различной для указанных

признаков; путем отбора удается сравнительно быстро добиться увеличения жирности и содержания белка в молоке, а отбор на величину удоя малоэффективен (величина удоя зависит в основном от условий содержания животных). Аналогичные результаты наблюдаются при анализе признаков продуктивности кур (*Gallus domestica*): яйценоскости и веса яйца. У большинства пород (популяций) кур генотипическая составляющая (наследуемость) яйценоскости невелика (12—30%), а наследуемость веса яйца значительна (60—74%). Поэтому отбор в направлении увеличения яйценоскости обычно неэффективен, тогда как отбор на повышенный вес яйца сразу же дает положительные результаты. Однако японские селекционеры обнаружили популяцию кур, для которой показатель генотипической составляющей яйценоскости оказался заметно увеличенным. В результате умелого отбора из этой популяции сейчас выведена порода кур, дающих более 500 яиц в год.

В приведенных примерах высокая доля генотипической изменчивости популяции определила успех селекции. В природных условиях доля генотипической и паратипической составляющих в общем спектре фенотипической изменчивости для большинства видов обычно неизвестна. Однако, по аналогии с генетически изученными видами (или генетически проанализированными отдельными признаками и свойствами близких видов), можно с той или иной степенью достоверности предполагать характер наследуемости основных групп признаков.

Внутрипопуляционная изменчивость по любому признаку или свойству слагается из разнообразных выражений нормы реакции по данному признаку. Наследственные изменения отдельных особей — мутации — представляют собой элементарный эволюционный материал.

Типы мутаций

Как известно из данных генетики, *мутации — дискретные изменения общего кода наследственной информации особи* — могут быть *генные, хромосомные, геномные,* а также *внеядерные.* Кратко рассмотрим эти основные типы мутаций.

Генные мутации — изменения молекулярной структуры генов, улавливаемые при гибридологическом анализе или с помощью биохимических реакций — цитологически невидимые изменения в хромосомах. Генные мутации могут затрагивать любые морфофизиологические признаки организма. Генные мутации возникают как спонтанно, так и в результате воздействия определенных факторов (облучение, действие химических веществ, действие повышенной или пониженной температуры и т. п.).

Хромосомные мутации — структурные изменения хромосом, возникающие вследствие перемещения или выпадения отдельных частей хромосом. В зависимости от типа воссоединения разорван-

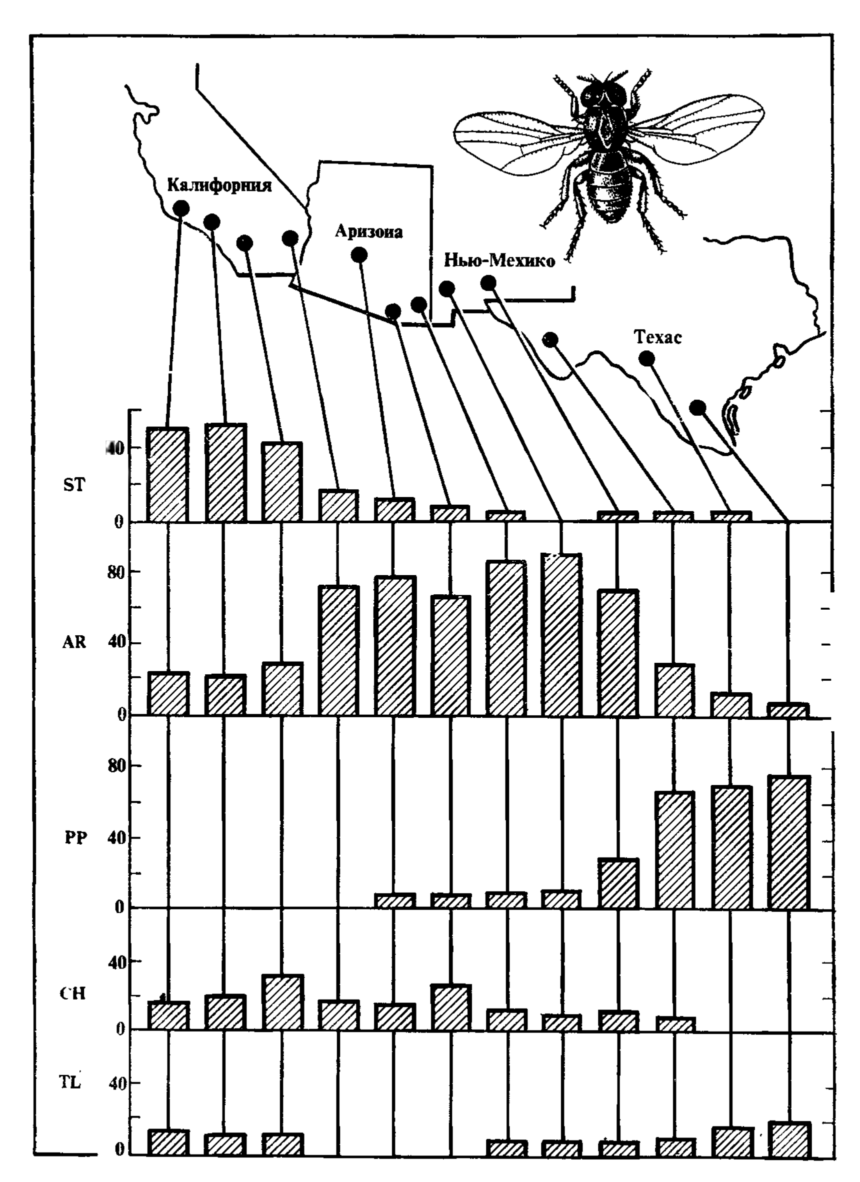


Рис. 38. Распространение хромосомных мутаций (инверсий ST, AR, PP, CH, TL) в 12 популяциях *Drosophila pseudoobscura* юго-запада США (из Ф. Добржанского, 1970).

Частота встречаемости инверсий показывает географическую изменчивость. Наблюдаемый в каждой популяции полиморфизм по инверсиям (разным порядкам генов в третьей хромосоме) определяется повышенной жизнеспособностью гетерозигот по сравнению с гомозиготами

ых частей хромосом среди хромосомных мутаций различают инверсии, транслокации, нехватки и дупликации. Хромосомные мутации могут быть (как и генные) либо спонтанными, либо индуцированными внешними агентами. На рис. 38 показано распространение различных инверсий у *Drosophila pseudoobscura*. При изучении конъюгации гигантских хромосом слюнных желез дрозофилы удалось установить положение и размер инвертированных участков. Показано, что порядок расположения инвертированных участков хромосомы связан с приспособлением к специфическим климатическим условиям.

Рис. 39. Пример геномных мутаций — полиплоидия. Хромосомные наборы пшениц и хризантем. *А* — *Triticum aegilopoides*, $n = 7$; *Б* — *Tr. dicoccum*, $n=14$; *В* — *Tr. aestivum*, $n=21$; *Г* — *Chrysanthemum makinoi*, $n = 9$; *Д* — *Chr. indicum*, $n = 18$; *Е* — *Chr. japonense*, $n = 27$ (из А. Мюнтцинга, 1967)

Геномные мутации представляют изменение числа хромосом. При этом может произойти либо изменение числа наборов хромосом, например полиплоидия или гаплоидия, либо уменьшение или увеличение числа отдельных хромосом в обычном геноме (гетероплоидия).

Полиплоидия имеет особенно важное значение в эволюции растений, многие виды растений представляют полиплоидные формы (рис. 39). Реже полиплоидия встречается в животном мире, что связано у животных с раздельнополостью и меньшим распространением межвидовой гибридизации в естественных условиях.

Кроме ядерных структур в передаче свойств последующим поколениям могут принимать участие такие образования, как пластиды и некоторые другие редуплицирующиеся внеядерные органеллы клетки. Значение для эволюции внеядерных мутаций у высших форм мало изучено. Однако совершенно ясно, что по сравнению с «настоящими» ядерными мутациями роль внеядерных мутаций в эволюции должна быть весьма невелика.

В целом мутации разных типов вызывают изменения любых наследственных признаков и свойств.

Эволюционная характеристика мутаций

Важнейшими с эволюционной точки зрения характеристиками мутаций признаны частота возникновения, встречаемость их в природных популяциях и влияние мутаций на признаки особей.

Частота возникновения мутаций. Частота возникновения отдельных спонтанных мутаций выражается числом гамет одного поколения, несущих определенную мутацию по отношению к общему числу гамет. Частоты, точно определенные для некоторых видов растений, животных и микроорганизмов, оказываются весьма близкими по величине и составляют в среднем от 10^{-5} до 10^{-7} (т. е. от 1 из 100 000 или 1 из 10 000 000 гамет несет вновь возникшую мутацию в определенном локусе). Частота мутаций неодинакова для разных генов (у отдельных лабильных генов растений она достигает 10^{-2}).

Общая частота мутаций, складывающаяся из частот мутаций отдельных генов, также оказывается близкой у разных организмов: от нескольких процентов (одноклеточные водоросли, низшие грибы, бактерии) до 25% (дрозофила) всех гамет одного поколения.

Приведенные цифры касались частоты спонтанных мутаций. При воздействии облучением, определенными химическими веществами, температурой частота мутаций резко повышается и может достигать значительных величин. На частоту возникновения мутаций оказывает влияние физиологическое состояние организма. Например, в процессе хранения семян частота мутаций (особенно хромосомных) заметно увеличивается. Точно так же отмечено увеличение частоты мутаций в спермиях дрозофилы при хранении ее в семяприемниках самки. Есть данные о том, что частота мутирования одного и того же локуса у гетерозиготных особей выше, чем у гомозиготных.

Спектр мутантных признаков, затрагиваемых мутациями, очень широкий. Нет признаков и свойств, которые в той или иной степени не затрагивались бы мутациями. Наследственной изменчивости подвержены все морфологические, физиологические, биохимические, этологические и другие признаки и свойства. Эти вариации по средним значениям варьирующих признаков выражаются как в качественных различиях, так и количественно (см. рис. 37). Мутации могут происходить как в сторону увеличения, так и уменьшения выраженности определенного признака или свойства.

Они могут быть выражены резко (вплоть до летальности) или представлены в виде незначительных отклонений от исходной формы («малые» мутации).

В качестве примера «большой» мутации может быть упомянута мутация tetraptera у дрозофилы, которая привела к возникновению признака, характерного для другого отряда (четыре крыла вместо обычных для мух двух крыльев).

Во многих работах показано, что мутации затрагивают такие существенные биологические признаки, как общая жизнеспособность, способность к скрещиванию, плодовитость, скорость роста и др. Это является важнейшим свойством, определяющим значение мутаций в эволюции как элементарного эволюционного материала.

Встречаемость мутаций в природных популяциях

Изучение большого числа природных популяций разных видов, особенно активно развернувшееся в 30—40-е годы нашего столетия, подтвердило вывод С. С. Четверикова о насыщенности всех популяций разнообразными мутациями. В разных популяциях частоты мутантных генов весьма различны. Практически нет двух популяций, имеющих совершенно одинаковые частоты встречаемости и спектры мутантных признаков. При этом близко расположенные, соседние популяции могут отличаться друг от друга столь же значительно, как и далеко расположенные (рис. 40).

Особый интерес представляют случаи распространения мутаций в пределах ареала вида, позволяющие судить о том, как мутация «выходит» на историческую, эволюционную арену. На рис. 41 приведен один из примеров такого рода: распространение одной полудоминантной мутации слияния пятен на надкрыльях растительноядной божьей коровки, обитающей в Южной Франции, Северной Италии, на Корсике и Сардинии.

По изучению генетического состава природных популяций проведено много работ на разных группах растений (львиный зев, фиалка, пикульник), беспозвоночных (дрозофилы, непарный шелкопряд, божьи коровки и др.) и позвоночных (мышевидные хомячки, домовые мыши, крысы, полевки и др.). Во всех случаях таксоны отличались друг от друга лишь комбинациями генных,

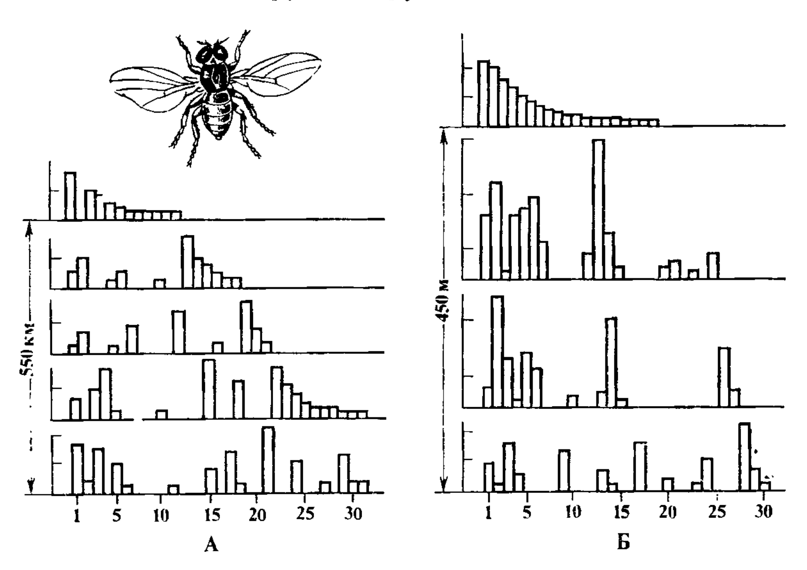


Рис. 40. Содержание различных мутаций в географически удаленных (*А*) и близко расположенных (*Б*) популяциях *Drosophila funebris* (по Н. В. Тимофееву-Ресовскому).

На оси ординат — концентрации различных мутаций, по оси абсцисс — различные мутации в порядке убывания их концентраций во взятых за эталон популяциях

Рис. 41. Пример распространения мутации в пределах ареала вида: распространение полудоминантной мутации elaterii (крупными точками), определяющей фон слияния пятен на элитрах растительноядной божьей коровки *Epilachna chrisomelina* (из Н. В. Тимофеева-Ресовского, 1939)

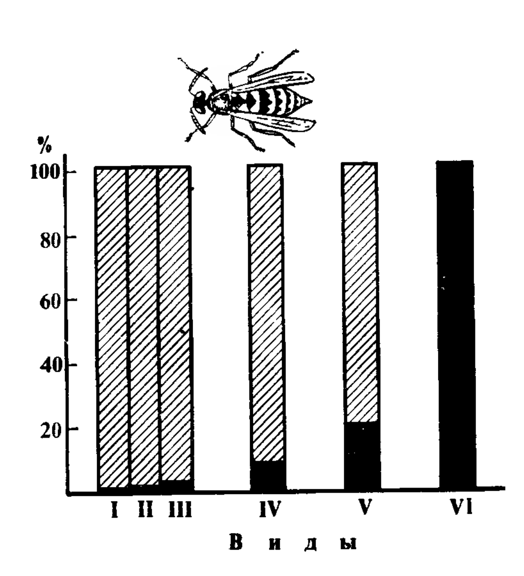


Рис. 42. Частота встречаемости второй кубитальной жилки в крыле самцов шести видов земляных ос рода *Andrena* (по К. Циммерману, 1933)

хромосомных или геномных мутаций. Приведем лишь два характерных примера. На рис. 42 приведены данные по встречаемости диагностического признака второй двойной поперечной кубитальной жилки крыла у самцов шести видов земляных ос. Эксперименты показали, что этот признак определяется моногибридно наследующейся рецессивной мутацией. У трех видов

признак встречается в качестве редкого варианта, у двух других видов как обычный вариант, и наконец, у одного вида как видовой, встречаясь у всех без исключения особей. Другим примером, частично уже рассмотренным в разделе о типах мутаций, может служить распространение разного рода хромосомных мутаций (инверсий) среди популяций у трех видов дрозофилы из Северной Америки (см. рис. 38). В результате тщательного цитогенетического анализа и прямых генетических экспериментов удалось восстановить эволюционную последовательность возникновения отдельных групп популяций и видов. Все вскрытые при этом различия между группами свелись к первичным мутационным перестройкам.

Итак, при сравнении близких природных таксонов (групп популяций, подвидов и близких видов) различия между ними сводились к различиям по отдельным мутациям и их комбинациям. Это дает основание полагать, что и во всех других случаях именно мутации как элементарные наследственные изменения действительно являются *элементарным эволюционным материалом.*

Мутации разных типов — элементарный эволюционный материал

Особенности разных типов мутаций, высокая и постоянная частота их возникновения в природе, затрагивание мутациями любых, в том числе и биологически важных, признаков, насыщенность природных популяций мутациями свидетельствуют о том, что мутации как элементарные единицы наследственной изменчивости могут рассматриваться в качестве элементарного эволюционного материала. Доказательством этого служит и обнаружение в природе генетических различий по отдельным мутациям между расами, подвидами и близкими видами.

Этот вывод подтверждается и тем, что именно мутации и их комбинации определяют изменение генотипического состава популяции, т. е. *возникновение элементарного эволюционного явления* (см. гл. 7).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате спонтанного мутационного процесса и ошибок при редупликации кода наследственной информации, наследственная изменчивость неизбежна и затрагивает все без исключения признаки и свойства живых организмов, являясь, таким образом, неотъемлемым свойством живого.

Известные и хорошо изученные в генетике мутации — генные, хромосомные, геномные и внеядерные — оказываются в то же са-

мое время и элементарным эволюционным материалом. Доказательством этого служит достаточно высокая частота встречаемости мутаций в элементарных эволюционных единицах — популяциях, влияние мутаций на все без исключения признаки и свойства, что определяет их участие во всяком изменении генотипического состава популяции и, наконец, реальные различия между близкими природными группами особей (популяции, подвиды и виды) именно по мутациям и их комбинациям.

Мутации как элементарный эволюционный материал лежат в основе всех изменений популяций, как элементарных эволюционных единиц. Но для того чтобы в популяции могли возникнуть те или иные элементарные эволюционные явления, а следовательно, мог начаться процесс эволюции, элементарный материал должен попасть под действие эволюционных факторов. Следующие две главы и посвящены элементарным эволюционным факторам.

ГЛАВА 9 ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

Общее число эволюционных факторов может быть очень велико, так как буквально бесчисленное множество событий тем или иным путем в состоянии повлиять на генотипический состав популяций.

Если исходить из характера воздействия на популяцию эволюционных сил и результатов такого воздействия, то необходимым и достаточным оказывается выделение немногих основных, элементарных факторов. Тщательный анализ роли различных сил, оказывающих давление на популяцию, показывает, что все эволюционные факторы могут быть сведены к следующим: мутационному процессу, популяционным волнам, изоляции и естественному отбору.

Значение естественного отбора среди других эволюционных факторов настолько велико, что заслуживает специального рассмотрения (см. гл. 10).

В настоящей главе рассматривается роль мутационного процесса, волн жизни и изоляции в эволюции.

Мутационный процесс как элементарный фактор эволюции

Как показано в предыдущей главе, мутации в широком смысле слова (элементарные наследственные изменения) являются элементарным эволюционным материалом. Точнее будет сказать, что таковым являются не сами мутации, а особи — носители таких мутаций. Сам же *процесс* возникновения мутаций — постоянно действующий элементарный эволюционный фактор, оказывающий давление (количественное и качественное воздействие) на популяции живых организмов.

В целом, частота возникновения отдельных спонтанных мутаций в поколении лежит в пределах 10^{-4}—10^{-8} (см. гл. 8). Казалось бы, такая низкая частота возникновения спонтанных мутаций должна лишь незначительно сказаться на изменении генотипического состава популяции. Однако, вспомним, что общее число генов в генотипе высших животных достигает нескольких десятков тысяч. Поэтому и общая частота возникновения мутаций на поколение достигает значительных величин. Значительная часть (от нескольких до нескольких десятков процентов) особей в популяции являются носителями вновь возникших мутаций. Постоянно идущий в природе мутационный процесс ведет к изменению частот отдельных генов в популяции (точнее — к изменению частоты одного аллеля по отношению к другому). При этом надо учесть, что кроме прямых мутаций существуют и так называемые «обратные» мутации, возвращающие мутировавший аллель в исходное («домутационное») состояние. *Давление мутационного процесса может быть определено, таким образом, изменением частоты одного аллеля по отношению к другому* (с вычетом эффекта обратных мутаций). Хотя по каждому отдельному гену давление мутационного процесса обычно весьма невелико, в целом же при наличии большого числа генов в организме оно оказывает заметное действие на генетическую структуру популяции. Однако для окончательной оценки значения мутационного процесса как эволюционного фактора необходимо рассмотреть вопросы о полезных и вредных мутациях и генетической комбинаторике.

Генетическая комбинаторика. В результате постоянных скрещиваний в популяции возникает множество новых и новых сочетаний аллелей. Эта генетическая комбинаторика многократно изменяет значение отдельных мутаций: они входят в новые геномы, оказываются в разной генотипической среде (см. гл. 11), в соседстве с новыми мутациями. Потенциально число таких комбинаций имеющегося генетического материала, в любой популяции невообразимо велико (см. гл. 8), но реализуется лишь ничтожная часть из этого теоретически возможного числа вариантов. Реально осуществленная часть комбинаций определяет то обстоятельство, что *практически любая особь оказывается генетически уникальной.* Это обстоятельство исключительно важно для действия естественного отбора (см. гл. 10).

Комбинативная изменчивость, связанная с механизмом распределения хромосом в мейозе, случайной встречей гамет при оплодотворении и процессом кроссинговера, является исключительно мощным фактором, усиливающим давление мутационного процесса в популяциях. Подсчитано, что около 98% всех наследственных изменений в популяции обязано своим распространением процессу генетической комбинаторики первично сравнительно редких мутаций.

Безграничная изменчивость, однако, была бы вредна для организма, так как не позволяла бы закрепляться полезным комбинациям генов, поэтому в эволюции выработались механизмы, не только определяющие увеличение изменчивости, но и ведущие к понижению генотипической изменчивости. На уровне особи генетическая стабильность поддерживается механизмом митоза и распределением генов в геноме по *группам сцепления* в определенных хромосомах. На уровне же популяции такое ограничение изменчивости связано с тем или иным ограничением панмиксии: панмиксия никогда не бывает абсолютной.

Наконец, наиболее мощным ограничением возможностей генетической комбинаторики (как и в случае ограничения спектра вновь возникающих мутаций) служит гибель в процессе борьбы за существование недостаточно жизнеспособных особей (возникающих в результате неудачных комбинаций отдельных мелких мутаций или в результате появления мутаций, заметно снижающих жизнеспособность).

В эволюции наблюдается постоянное равновесие сил, вызывающих генетическую изменчивость, и сил, направленных на ограничение этой потенциально безграничной изменчивости. Равновесие всегда строится таким образом, что по любому признаку или свойству в природных популяциях наблюдается *достаточная степень изменчивости,* обеспечивающая потенциальную возможность изменения данного признака или свойства в чреде поколений под давлением эволюционных факторов.

«Обезвреживание» мутаций в эволюции. Значительная часть вновь возникающих мутаций биологически «хуже» исходной нормы. Такое положение не удивительно. Нормальный комплекс генотипов природной популяции — результат длительного отбора лучших комбинаций. Поэтому большинство отклонений от нормы должны оказаться «вредными» уже потому, что случайное изменение сложного механизма не может его улучшить. В то же время безграничная изменчивость очень легко может разрушить сложнейшие системы взаимодействия, начиная от взаимодействия молекул внутри клетки, и кончая взаимодействием особей в популяциях, и популяций в биогеоценозах. Это *противоречие решается возникновением в эволюции процесса обезвреживания мутаций путем перевода их в гетерозиготное состояние.* Известно, что многие мутации в гетерозиготном состоянии не только не понижают, а часто повышают относительную жизнеспособность особей (возникновение *гетерозиса* при комбинации разных генотипов — явле-

ние того же порядка). Создание гетерозиготности в эволюции связано с возникновением полового размножения. Половой процесс в целом (включая явление гетерозиготности), с одной стороны, позволяет сохранять в популяциях вновь возникающие мутации, которые являются необходимым материалом для дальнейшего протекания процесса эволюции. С другой стороны, половой процесс обезвреживает последствия возникновения мутаций, «скрывая» их в гетерозиготном состоянии. Поэтому можно сказать, что возникновение *разнополовости* — одно из крупнейших эволюционных приобретений на заре развития жизни.

Еще сейчас существуют живые организмы, не имеющие полового процесса (некоторые бактерии, цианеи). Они имеют только один набор генов, и поэтому каждая новая мутация сразу же проявляется в фенотипе. В борьбе за существование позволяет им выжить на протяжении миллиардов лет только высокий темп их размножения. Образно говоря, они «не помнят прошлого и не готовятся к будущему», не имея запасов генетической изменчивости, скрытой в гетерозиготном состоянии. Высокая численность и способность к размножению позволяет им приспосабливаться во всех встречающихся на планете условиях существования за счет выживания лишь немногих мутантных особей. «Приспособляясь, они не эволюируют» и остаются, наверное, точно такими же, как 3—3,5 млрд. лет назад, когда они были единственными обитателями нашей планеты.

Сказанное касалось тех мутаций, которые при своем возникновении оказываются в той или иной степени вредными для особи. Таких мутаций большинство, но какой-то небольшой процент вновь возникающих мутаций с самого начала может принести в конкретных условиях не вред, а пользу для особи. Как бы ни была мала доля полезных мутаций, они, в грандиозных временных масштабах процесса эволюции, сами по себе смогут сыграть заметную положительную роль. Примем, что одна полезная мутация возникает на один миллиард вредных; частота возникновения мутации по данному локусу составит 1 на 100 000 гамет (в природе наблюдается частота от 10^{-4} до 10^{-7}); общее число локусов составляет 10 000 (у высших организмов — много больше); численность вида в одном поколении составляет 100 млн. особей (численность майских жуков только на 1 км^2 может достигать 1 млн. особей); каждая особь производит за жизнь 1000 гамет. Число сперматозоидов, продуцируемых человеком за период половой зрелости, составляет несколько биллионов, т. е. 10^8, число яйцеклеток — около 400.

При этих исходных условиях в каждом поколении возникнет по всем локусам у всего населения такого гипотетического вида 10 млрд. мутаций, из которых только 10 000 будут полезными. Но если учесть, что среднее время существования вида составляет несколько десятков тысяч поколений (см. гл. 13), то за время существования вида в его недрах возникнет около 10 млн. полезных мутаций, которые, видимо, могут быть подхвачены отбором.

При эволюционной оценке мутаций необходимо учитывать

и элементарные наследственные изменения в популяции, различный характер проявления мутаций в разных условиях. Мутации, вредные в одних условиях, могут оказаться (и оказываются) полезными в измененных условиях (табл. 3).

Таблица 3 **Жизнеспособность особей** *Drosophila funebris* — **носителей разных мутаций и жизнеспособность особей «дикого типа» того же вида, %** (по Н. В. Тимофееву-Ресовскому, 1934)

Мутация	Жизнеспособность при температуре, °С		
	15—16	24—25	28—30
Eversae	98,3	104,0	98,5
Abnormal abdomen	96,2	88,0	80,7
Miniature	91,3	69,0	63,7
Bobbed	75,3	85,1	93,7

Приведенные в табл. 3 данные показывают, что при 24—25° С (диапазон температур, отличный от нормального, составляющего у этого вида около 20° С) носители мутаций eversae оказываются более жизнеспособными, чем исходные природные особи. Естественно предположить, что, при некотором потеплении в природе мутантные особи будут получать весьма заметное преимущество перед исходной формой и быстро распространяться в природе, используя ранее мало доступные для вида условия существования. В процессе возникновения нелетающих форм насекомых на океанических островах (этот случай гипотетически был рассмотрен еще Ч. Дарвином), даже более резкие мутации этого типа, вызывавшие редукцию крыльев, оказывались полезными, так как особи с развитыми крыльями сносились ветром в море и погибали в большем числе.

Говоря о вредности тех или иных мутаций, мы до сих пор рассматривали каждую отдельно взятую мутацию порознь. Однако в природе мутации встречаются всегда в комбинациях друг с другом. Эффект комбинирования может быть положительным для особи в целом, повышая ее жизнеспособность. Эта особенность мутаций хорошо известна в практике животноводства и растениеводства: часто две мутантные формы, маложизнеспособные порознь, объединенные в потомстве, обладают ценными хозяйственными свойствами. К сожалению, в этих случаях обычно нет возможности точно сравнить истинную жизнеспособность особей, несущих комбинации разных мутаций, с жизнеспособностью природных, «диких» особей. Такое сравнение оказывается возможным на дрозофиле — прекрасном модельном объекте большинства генетических экспериментов (табл. 4).

Данные табл. 4 показывают, что в одном случае (eversae × singed) жизнеспособность комбинации мутаций оказалась выше

аблица 4 **Жизнеспособность особей** *Drosophila funebris* — **носителей комбинаций двух мутаций, в % от жизнеспособности «дикого типа» того же вида** (по данным Н. В. Тимофеева-Ресовского, 1934)

Комбинации мутаций	Жизнеспособность при 24—25 С	
Eversae × singed	103,1	— +[1]
Miniature × bobbed	96,6	+ +
Eversae × bobbed	85,5	— +
Singed × abnormal abdomen	76,6	— —
Singed × miniature	67,1	— —

[1] «— —» — пониженная жизнеспособность сравнительно с обеими исходными мутациями; «+ +» — повышенная жизнеспособность сравнительно с обеими исходными мутациями; «— +» — пониженная жизнеспособность сравнительно с одной исходной формой и повышенная — по отношению к другой.

сходной для «дикого типа», а в другом (miniature×bobbed) — ыше жизнеспособности обеих исходных форм.

Обобщая данные о вредности и полезности мутаций в процессе волюции можно сказать, что в подавляющем большинстве мутации необходимы для нормального существования популяции в изменяющихся условиях и для освоения новых, ранее недоступных словий существования. Вредность же мутаций в основном нейтраизуется переводом их в гетерозиготное состояние.

Ненаправленность мутационного процесса. Спонтанный мутационный процесс статистичен и ненаправлен. Это хорошо подверждается результатами экспериментов в области радиогенетики, показывающими, что величина (радиус) участка молекулы, де происходит точковая мутация при радиоактивном облучении, оставляет 10^{-7} см. Таким образом точковые мутации, составляющие основу спонтанного мутационного процесса,— это явление, тносящееся к микромиру. А в микромире, как известно из физики, ействуют законы не обычной, а квантовой механики. Нельзя, например, одновременно точно определить координаты и импульс энергию) частицы. Выражающий это положение *принцип неопеделенности* является таким же фундаментальным свойством рироды, как *принцип дискретности* в строении материи. Напомним, что причинность явлений в микромире из-за принципа неопеделенности ни в какой мере не нарушается, приобретая ероятностный, статистический характер. Такой же вероятностный статистический характер носит мутационный процесс и его реультат — возникновение мутаций. Поэтому невозможно с точностью предсказать, где и когда произойдет та или иная мутация, о можно сказать, что такая мутация с определенной вероятностью появится в данном локусе.

С проблемой ненаправленности мутационного процесса связан опрос *специфичности действия* химических мутагенов. Замечено,

что отдельные химические вещества способны чаще вызывать определенные мутации. Например, окись этилена вызывает у ячменя появление мутаций увеличенного количества хлорофилла чаще, чем безхлорофильных мутаций, а небуларин дает прямо противоположный эффект. Специфичность действия мутагенов позволила надеяться на возможность получения *направленных* мутаций. Однако даже действие самых специфических химических мутагенов всегда дает *спектр* разнообразных мутаций. Решать проблему направленного изменения наследственности приходится совершенно иным путем — с помощью «генетической инженерии»: посредством синтеза нужного гена и включения его в геном особи (такие работы сейчас уже возможны на простейших организмах).

В целом, спонтанный мутационный процесс (интересующий нас в связи с рассмотрением роли мутационного процесса в эволюции) всегда ведет к появлению самых разнообразных мутаций, изменяющих исходные признаки и свойства во всех возможных направлениях. Мутации, возникающие в результате эволюционного процесса, и являются основой дарвинской «неопределенной изменчивости». Ненаправленность мутационного процесса делает невозможным его направляющее влияние как фактора эволюции на весь процесс эволюции в пределах популяции.

Значение мутационного процесса как эволюционного фактора. Эволюционное значение мутационного процесса определяется прежде всего тем, что он постоянно поддерживает высокую степень гетерогенности природных популяций — основу для действия других факторов эволюции, и прежде всего, естественного отбора. Можно сказать, что *мутационный процесс является фактором — поставщиком элементарного эволюционного материала.*

В стабильных условиях существования, к которым на протяжении сотен и тысяч поколений приспосабливалась популяция, мутационный процесс более вреден. Но при этом надо учитывать, что мутационный процесс ведет к возникновению того «резерва» наследственной изменчивости, который определит в будущем возможность приспособления популяции к тем или иным изменениям условий среды. Образно говоря, груз мутации, непрерывно пополняемый мутационным процессом,— это цена, которую «платит» популяция сегодня за возможность сохранения в измененных условиях завтра, приобретения новых признаков и свойств и освоения ранее недоступных условий существования.

Популяционные волны как элементарный эволюционный фактор

При характеристике популяции как элементарной эволюционной единицы одной из важных и постоянных черт признано явление «волн жизни», популяционных волн, или колебаний численности особей, составляющих популяцию (см. рис. 31). Популяционные волны — основное общее свойство популяции — имеет важное

,общеэволюционное значение как самостоятельный фактор эволюции.

Периодические или апериодические колебания численности характерны для всех без исключения видов живых организмов. Конкретные причины таких флуктуаций могут быть бесконечно разнообразны и относиться к действию как биотических, так и абиотических факторов среды.

Постоянные колебания условий существования приводят к тому, что число доживающих до взрослого состояния особей всегда неодинаковое. Рассмотрим основные случаи гибели (элиминации) особей в природе. Нас в первую очередь интересует неизбирательная гибель (элиминация), поскольку действие волн жизни как эволюционного фактора предполагает именно неизбирательное, случайное уничтожение особей.

Избирательное уничтожение и выживание прямо связано с действием основного эволюционного фактора — естественного отбора (см. гл. 10).

Классификация популяционных волн. В природе встречается множество разных популяционных волн. Рассмотрим основные примеры.

1. *Периодические колебания численности короткоживущих организмов* — характерны для большинства насекомых, множества однолетних растений, большинства грибов и микроорганизмов. В наиболее простом для анализа виде эти сезонные колебания численности выражены у микроорганизмов: достаточно вспомнить весенние и осенние волны простудных заболеваний, определяемые массовым размножением ряда простейших — возбудителей инфекционных заболеваний верхних дыхательных путей. У растений и животных сезонные колебания численности не одинаково отражаются на разных возрастно-половых группах популяции.

2. *Непериодические колебания численности*, зависящие от сложного сочетания разных факторов. В первую очередь они зависят от благоприятных для данного вида (популяции) отношений в пищевых цепях: ослабление пресса хищников для популяций жертв или, например, увеличение кормовых ресурсов для популяций хищника. Обычно такие колебания численности касаются не одного-двух, а многих видов животных и растений в биогеоценозах и порой ведут к коренным перестройкам всего биогеоценоза.

3. *Вспышки численности видов в новых районах*, где отсутствуют их естественные враги. Примерами колебаний численности в XIX—XX вв. служат кролики в Австралии, домовые воробьи в Северной Америке, канадская элодея, центральноамериканская ондатра в Евразии и др. В XVI—XVII вв. вспышки численности испытывали расселявшиеся с мореплавателями по всему миру крысы (*Rattus norvegicus*). Неимоверно увеличилась численность домовой мухи (*Musca domestica*) в связи с распространением помоек и гниющих пищевых запасов около поселений человека.

4. *Резкие непериодические колебания численности, связанные с природными «катастрофами»* (разрушением биогеоценов или

целых ландшафтов). Несколько засушливых лет могут быть причиной серьезных изменений в облике больших территорий (наступление луговой растительности на болотистые места, увеличение площади сухих лугов, выгорание большого числа торфяниковых залежей, сохранявшихся на протяжении нескольких тысяч лет как устойчивый биотоп и т. д.). Виды с подвижными особями (крупные млекопитающие, насекомые, птицы) или живущими в глубоких слоях почвы страдают меньше неподвижных и малоподвижных форм, живущих в лесу на почве.

Такие формы гибнут в огромном числе (растения, моллюски, рептилии, амфибии и др.). На пожарищах хорошо известны вспышки численности иван-чая (*Epilobium angustifolium*) и связанного с ним сообщества насекомых.

Масштабы колебаний численности могут быть различными. Близкими к максимальным считаются величины колебаний численности в 1 млн. раз (отмечена в Зауралье для майских жуков, вылетающих в одном биогеоценозе на протяжении 5 лет).

Эволюционное значение популяционных волн. Если численность какой-либо популяции резко идет на убыль, то от многочисленной популяции могут остаться немногие особи. Часть их — победители в борьбе за существование — выживает при наличии признаков, оказавшихся полезными в данных условиях. Другая часть (иногда бо́льшая) выживает в результате чистой случайности. Например, лесной пожар не затронул небольшой участок леса, где и сохранились остатки популяции короедов (биологические свойства оставшихся в живых короедов в данном случае не имели значения, их спасла случайность). В популяции, пережившей катастрофическое сокращение численности, частоты генов (точнее частоты аллелей) будут иными, чем во всей исходной популяции до начала спада численности. Если вслед за сокращением численности следует новая волна жизни и резкий подъем численности, то новой вспышке численности дает начало оставшаяся немногочисленная группа. Генотипический состав этой группы и определит новую генетическую структуру всей популяции в период следующего расцвета ее численности. При этом некоторые ранее присутствовавшие в малых концентрациях мутации могут совершенно исчезнуть из популяции (их частота окажется равной нулю), а концентрация других мутаций может случайно резко повыситься. В целом, *произойдет случайное колебание концентраций разных генотипов и мутаций в популяции.* В этом и состоит основное эволюционное значение волн численности.

При определенных условиях это случайное и кратковременное колебание численности может превратиться в элементарное эволюционное явление — изменение на протяжении ряда поколений генотипического состава популяции.

Механизм действия популяционных волн в эволюции иллюстрируется модельным примером. В закрытый ящик положено 500 белых и 500 черных шаров, что соответствует частоте генов в популяции Р—0,50. Удалим из ящика наугад 10 шаров (что соот-

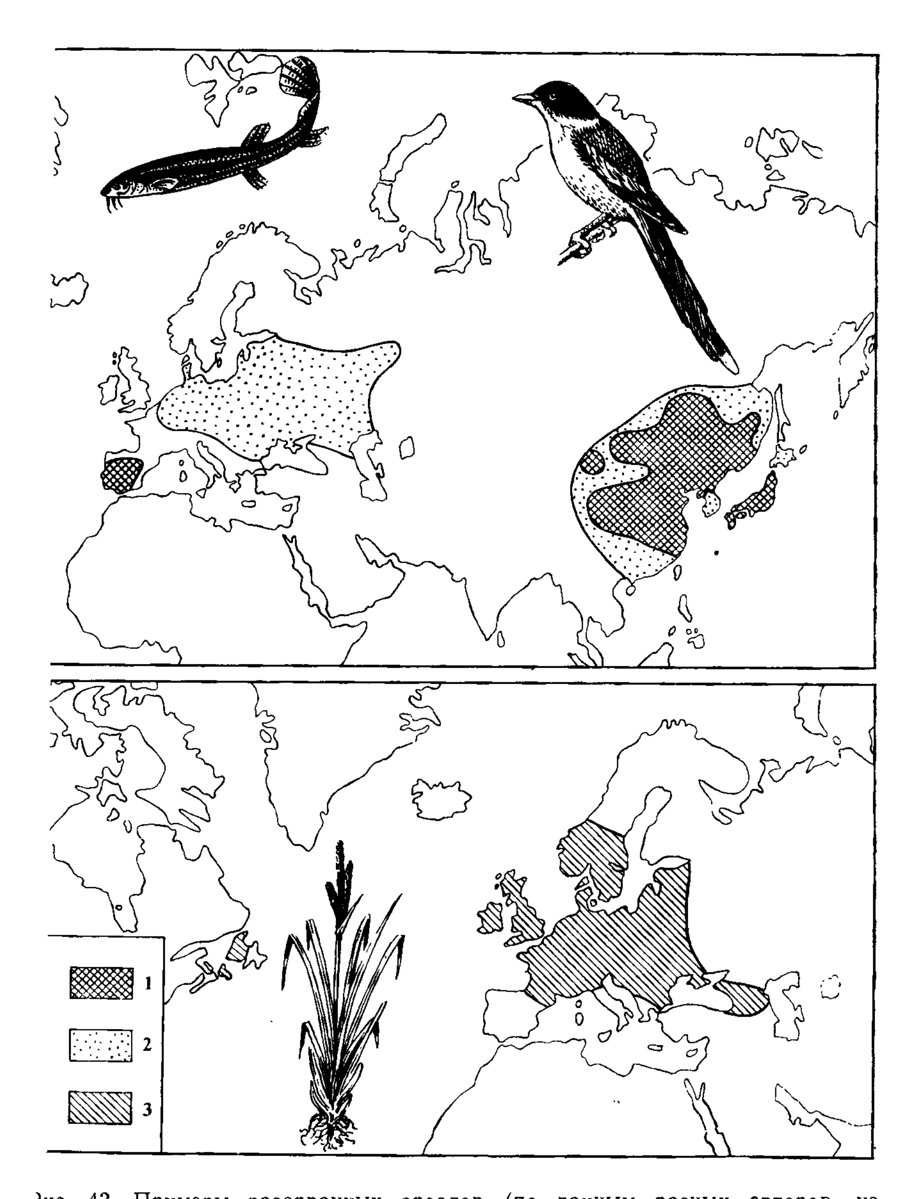


Рис. 43. Примеры разорванных ареалов (по данным разных авторов, из Н. В. Тимофеева-Ресовского и др., 1973):

1 — голубой сороки (*Cyanopica cyana*), 2 — вьюна (*Misgurnus fossilis*); 3 — осоки (*Carex hostiana*)

*

ветствует «выжившим» 5 диплоидным особям), из них 4 будут черными, 6 — белыми (Р — 0,40 и Р — 0,60). В следующий момент жизни нашей «популяции» общую численность «особей» увеличим в 100 раз (400 черных, 600 белых). Если мы опять наугад удалим 10 шаров, то велика вероятность, что у нас в руках окажутся шары в соотношении, очень далеком от первоначального (например, 2 черных и 8 белых и соответственно Р — 0,20 и Р — 0,80). Это соотношение частот в третьей наугад взятой выборке из средней величины «популяции» (200 черных и 800 белых) легко может случайно сдвинуться в сторону теперь уже преобладающих белых и «популяция» будет представлена почти лишь белыми шарами: велика вероятность того, что мы вытащим 9 белых и 1 черный (Р — 0,10 и Р — 0,90). Точно так же и в природных популяциях случайные колебания частот генов могут быть причиной устранения или резкого повышения концентрации какого-либо гена.

Теоретические расчеты показывают, что влияние популяционных волн может быть особенно заметно в популяциях очень малой величины, обычно при численности размножающихся особей не более 500. Именно в этих условиях *популяционные волны могут как бы подставлять под действие естественного отбора редкие мутации* (вынося их в увеличенных концентрациях в популяционный генофонд) *или устранять уже довольно обычные варианты.*

Итак, действие популяционных волн, так же как и действие мутационного процесса,— статистично и ненаправленно (хотя природа действия факторов совершенно различна). Популяционные волны служат поставщиком эволюционного материала. Действие этого фактора трудно вычленить в «чистом виде» — очень мало точных данных по оценке величины его давления в природных популяциях. Теоретически давление популяционных волн, особенно в малых по численности популяциях, должно заметно превышать давление мутационного процесса.

Популяционные волны и мутационный процесс даже при совместном действии еще не могут обеспечить протекания эволюционного процесса. Для этого нужны факторы, длительно действующие в одном направлении. Один из них — изоляция.

Изоляция как элементарный эволюционный фактор

Изоляция — возникновение любых барьеров, нарушающих панмиксию. Значение изоляции в процессе эволюции и сводится к нарушению свободного скрещивания, что ведет к увеличению и закреплению различий между популяциями и отдельными частями всего населения вида. Без такого закрепления эволюционных различий невозможно никакое формообразование.

Разнообразие форм и проявлений изоляции в природе так велико, что для понимания эволюционной роли изоляции необходимо кратко описать основные проявления изоляции в природе.

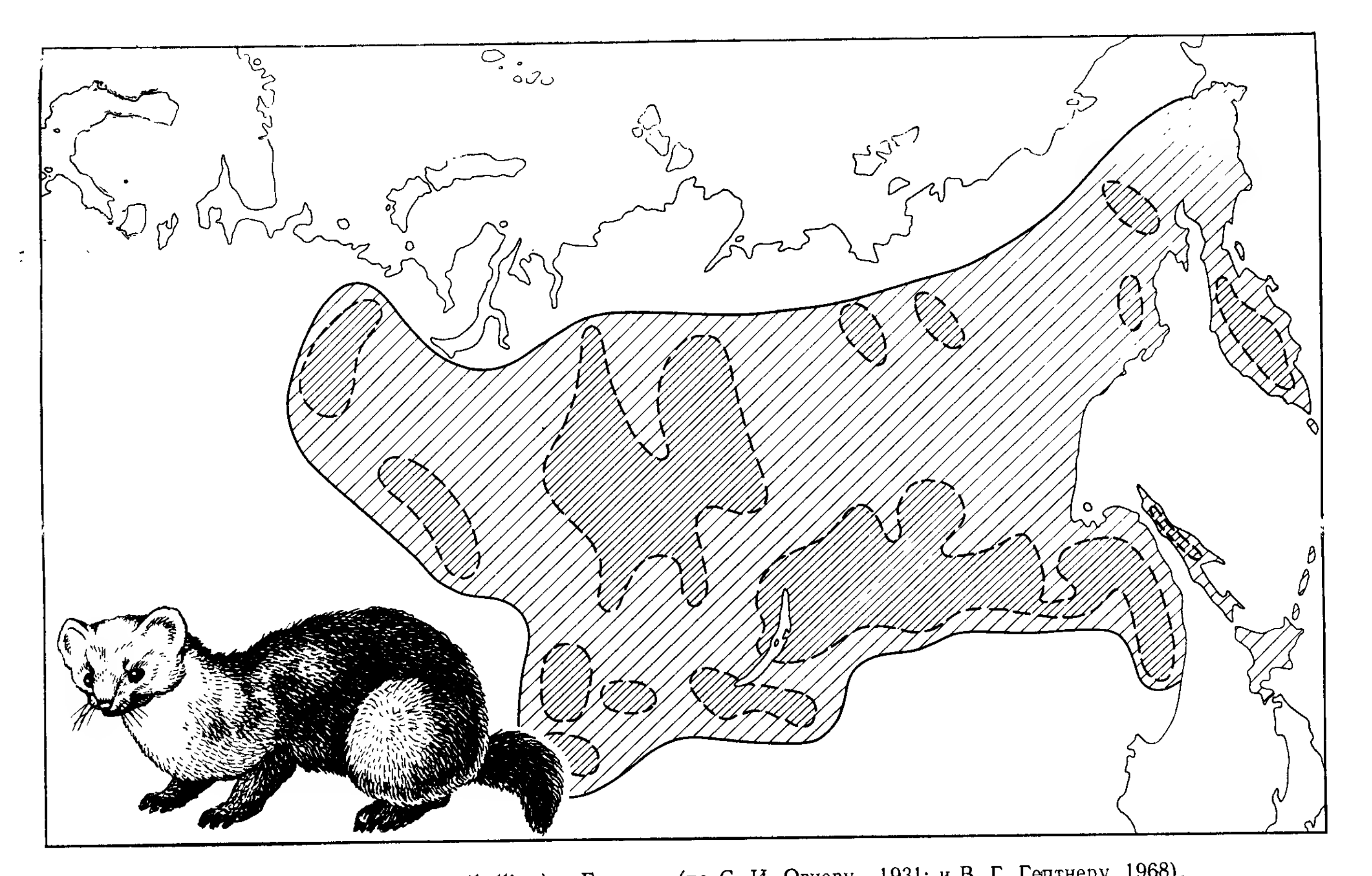


Рис. 44. Распространение соболя *(Martes zibellina)* в Евразии (по С. И. Огневу, 1931; и В. Г. Гептнеру, 1968). Мозаичный ареал соболя, сформировавшийся к концу 30-х годов XX в. в результате истребления вида, и границы современного восстановленного ареала

Классификация явлений изоляции. Проявления изоляции в природе подразделяются на две группы: *пространственная изоляция и биологическая изоляция.* При пространственной (территориально-механической или географической) изоляции популяция подразделяется на части барьерами, лежащими как бы «вне».

Пространственная изоляция может существовать в разных формах: водные барьеры разделяют население «сухопутных» видов, а барьеры суши изолируют население видов-гидробионтов, возвышенности изолируют равнинные популяции, а равнины — горные популяции и т. д. Примеры такой изоляции чрезвычайно наглядны. Сравнительно малоподвижные животные — наземные моллюски на Гавайских островах, каждой долинкой резко изолированы от остальных пригодных для их жизни соседних долин; в каждой из долин возникает самостоятельная популяция со своими специфическими особенностями.

Хорошо изучены примеры пространственной внутривидовой изоляции и значительно большего масштаба (рис. 43).

Эти и подобные случаи возникновения территориально-механической изоляции объясняются историей развития видов на определенных территориях. В приведенных случаях изоляции, несомненно, ведущей причиной явилось наступление ледников. За время, прошедшее после ледников, изолированные формы еще не приобрели значительных морфофизиологических различий и относятся к единым видам. Дальнейшие исследования могут показать, что это — формы уже возникшего видового ранга. Полной изоляции на протяжении жизни десятков тысяч поколений обычно бывает достаточно для возникновения видов.

В настоящее время, в связи с деятельностью человека, в биосфере все чаще и чаще возникает подобная пространственная изоляция отдельных популяций внутри очень многих видов. Типичным примером явилось возникновение разорванного ареала у соболя (*Martes zibellina*) в Евразии к началу XX в. (результат интенсивного промысла, рис. 44). Обычно возникновение подобного разорванного ареала служит опасным симптомом — возможно постепенное исчезновение вида.

Пространственная изоляция может возникнуть внутри видов малоподвижных животных и растений и не разделенных заметными физико-географическими барьерами. Известно, что обыкновенный соловей (*Luscinia luscinia*), населяющий многие районы центральной части Европейской территории СССР, в настоящее время практически сплошь находит подходящие условия для гнездования как в необжитых человеком местах, так и в зарослях по обочинам дорог, в парках и даже скверах больших городов. При этом наблюдается четко выраженная *клинальная*[1] *изменчивость* пения этих птиц: по числу «коленец», по тембру и другим особен-

[1] Клинальной изменчивостью принято называть количественное варьирование признака или комплекса признаков популяций в определенной географической последовательности (Дж. Хаксли).

юстям существуют постепенные переходы от одной местности к другой (при этом известно, что характер песни наследственно обусловлен). Возникновение такой клинальной изменчивости возможно только потому, что соловьи, несмотря на существование у них больших сезонных перелетов, обладают большим гнездовым консерватизмом: молодые возвращаются практически на то же место, где они вывелись.

Рассмотрев пространственную изоляцию внутри вида, мы пришли к заключению о существовании двух ее проявлений: изоляция какими-либо *барьерами* между частями видового населения и изоляция, определяемая бо́льшей возможностью спаривания близко живущих особей, т. е. изоляция *расстоянием.*

Разбирая основные характеристики популяции, мы подчеркнули значение *радиуса индивидуальной активности* для особей разных видов (см. гл. 7). Возникновение пространственной изоляции связано с этой величиной.

Радиус индивидуальной активности наземных моллюсков обычно равен нескольким десяткам метров, а чирков — тысяче километров. Значение физико-географических барьеров в пространственной изоляции связано с биологическими особенностями вида в целом.

Биологическая изоляция определяется различиями индивидуумов *внутри* вида.

Биологическую изоляцию обеспечивают две группы механизмов: устраняющие скрещивание (докопуляционные) и изоляция при скрещивании (послекопуляционные). Первые механизмы предотвращают потерю гамет, вторые — связаны с потерей гамет в процессе эволюции (Э. Майр).

Спариванию близких форм препятствуют различия во времени половой активности и созревания половых продуктов. Известно существование «яровых» и «озимых» рас у миног (род *Lampetra*) и некоторых лососевых рыб (род *Oncorhynchus*), которые резко отличаются временем нереста; между особями каждой из рас существует высокая степень изоляции. Среди растений известны случаи генетически обусловленного сдвига в периоде цветения, создающего биологическую изоляцию этих форм (явление *фенологического полиморфизма*).

Весьма обычна в природе *биотопическая изоляция,* при которой потенциальные партнеры по спариванию не встречаются; они чаще обитают в разных местах. Так, часть зябликов (*Fringilla coelebs*) гнездится в Московской области в лесах таежного типа, а другая — в невысоких и редких насаждениях с большим числом полян. Потенциальная возможность перекрестного спаривания особей этих групп несколько ограничена. Интересный пример биотипической изоляции — симпатрические внутривидовые формы (возможно популяций) у обыкновенной кукушки (*Cuculus canoris*). В Европе обитает несколько «биологических рас» кукушек, различающихся генетически закрепленной окраской яиц. Одни откладывают голубые яйца в гнезда обыкновенной горихвостки

и лугового чекана, другие — светлые в крапинку яйца — в гнезда мелких воробьиных птиц, имеющих яйца сходной окраски. Изоляция между этими формами кукушек поддерживается за счет уничтожения видами-хозяевами недостаточно замаскированных яиц. У многих видов предпочтение биотопа — эффективный изоляционный механизм.

Большое значение в возникновении и поддержании биологической изоляции у близких форм имеет *этологическая изоляция* — осложнения спаривания, обусловленные особенностями поведения. Вскрыто большое разнообразие и распространение способов этологической изоляции у животных. Возможно, у животных этологические механизмы — наиболее обширная группа из докопуляционных изолирующих механизмов. Ничтожные на первый взгляд отличия в ритуале ухаживания и обмене зрительными, звуковыми, химическими раздражителями будут препятствовать продолжению ухаживания. Таков в общих чертах механизм этологической изоляции.

На рис. 45 показаны характер световых вспышек у североамериканских светляков рода *Photurus*. Хорошо видно, что различие между близкими видами, а иногда и разными группами популяций внутри вида определяется длительностью, частотой и интенсивностью вспышек.

Зрительные раздражители всегда обеспечивают эффективную этологическую изоляцию, обеспечиваемую различием в окраске, характере рисунка, форме движения или комбинации отдельных движений.

Важным изолирующим механизмом, затрудняющим скрещивание близких видов, оказывается возникновение морфофизиологических различий в органах размножения (*морфофизиологическая изоляция*). Развитие сложных по форме цветов у ряда насекомоопыляемых растений связано с приспособлением строения цветка к виду насекомых-опылителей. Наглядный пример возникновения морфофизиологической изоляции — развитие *гетеростилии* у ряда высших растений (см. рис. 32).

Эти различия и различия по величине пыльцевых зерен и морфологии рылец привели к тому, что в естественных условиях семена хорошо завязываются лишь при перекрестном оплодотворении.

У животных близких видов различия копулятивных органов особенно характерны для некоторых легочных моллюсков, насекомых, а среди млекопитающих — для ряда групп грызунов. Морфофизиологической изоляции, связанной с различием в строении полового аппарата, придавалось ведущее значение в возникновении биологической изоляции. В настоящее время убедительные экспериментальные данные показывают подчиненное значение такой изоляции.

Описанные выше механизмы изоляции обычно достаточны для предотвращения в природных условиях возможности скрещивания форм, принадлежащих к разным видам, и понижения эффективно-

Вид | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14

cinctipennis

hebes

potomaca

frontalis

versicolor,

разные нодвиды

fairchildi

lucicrescens

pensylvanica

pyralomimus

caernlucens

tremulans

Рис. 45. Пример эколого-этологической изоляции. Характеристика световых вспышек североамериканских светляков рода *Photurus*. Высота и длина пятен указывают на интенсивность и длительность вспышки (из Э. Майра, 1968)

сти скрещивания у внутривидовых форм, далеко разошедшихся в процессе эволюции (подвидов, групп удаленных географических популяций и т. п.). Вторая большая группа изолирующих механизмов в природе связана с возникновением изоляции после оплодотворения, или *собственно-генетической изоляции,* включающей гибель зигот после оплодотворения, развитие полностью или частично стерильных гибридов, а также пониженную жизнеспособность гибридов.

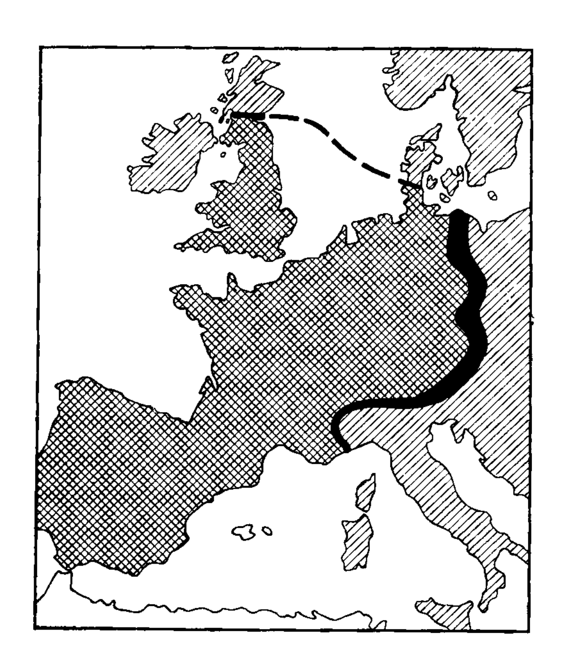
При межвидовом спаривании часто образуются вполне жизнеспособные гибриды, но у них, как правило, не развиваются нормальные половые клетки. В случае же нормального развития гамет гибриды оказываются малоплодовитыми. В природе есть случаи такой «изоляции посредством гибридизации»: на границе обитания двух близких форм постоянно существует зона, населенная вполне жизнеспособными гибридными особями, но их потомство либо ослаблено и не выдерживает конкуренции с более сильными особями родительских видов, либо нежизнеспособно. На существование такого «гибридизационного» барьера между видами обычно указывает наличие в природе устойчивых гибридных зон между близкими видами. Такие гибридные зоны известны для некоторых насекомых и серой и черной ворон в Европе (рис. 46).

Значение изоляции в эволюции. Изоляция как эволюционный фактор не создает новых генотипов или внутривидовых форм. Для начала ее действия необходимо наличие гетерогенности, а для углубления различий между изолированными группами — и других факторов эволюции, в первую очередь естественного отбора; изоляция всегда взаимодействует с другими эволюционными факторами.

Важной характеристикой действия изоляции как фактора эволюции является ее длительность. В большинстве случаев причина возникновения биологической или пространственной изоляции сохраняется на достаточно длительный период времени. Длительность действия изоляции не является направленным эволюционным фактором.

Действие изоляции на эволюционный материал по существу статично и ненаправленно, и в этом изоляция сходна с другими эволюционными факторами (мутации и популяционные волны).

Существенный результат изоляции на микроэволюционном уровне — возникновение системы близкородственных скрещиваний (инбридинг); значение инбридинга хорошо известно в селекционной практике. С помощью инбридинга редкие и содержащиеся в гетерозиготном состоянии аллели могут реализоваться в фенотипе в процессе гомозиготизации на окраинах ареала особо изолированных популяций животных и растений; для человека — в изолированных по разным причинам (кастовость, сектантство) от общей массы населения *изолятах.* Во всех таких случаях изоляция как эволюционный фактор нарушает панмиксию



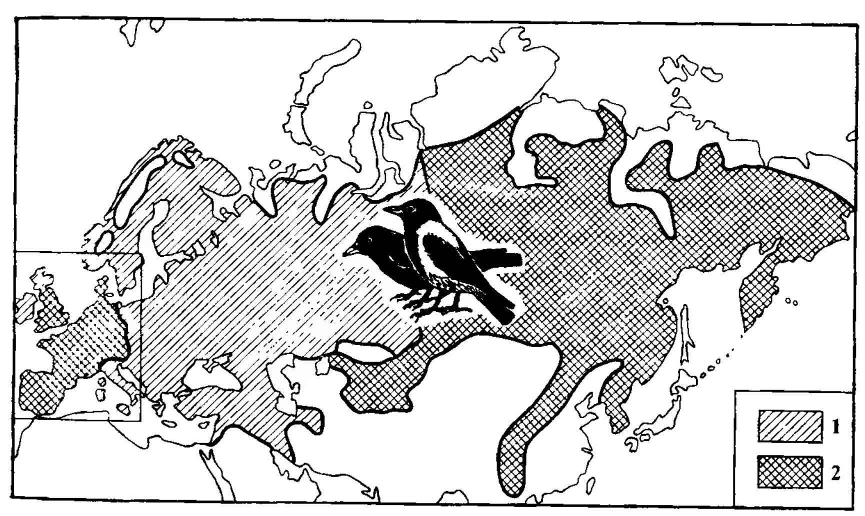


Рис. 46. Соприкосновение двух близкородственных форм — черной и серой ворон (*Corvus corvus*) без образования **широкой гибридной зоны (пример изоляции** посредством гибридизации, по Э. Майру, 1968).

Гибриды оказываются маложизнеспособными сравнительно с родительскими формами; судя по неодинаковой ширине гибридной зоны в разных частях Европы, относительная жизнеспособность гибридов, видимо, различна в районах ареала.

1 — серая ворона; *2* — черная ворона

(вернее, ту или иную степень панмиксии) исходной общей популяции.

Итак, *принципиальное значение изоляции в процессе эволюции состоит в том, что она закрепляет и усиливает начальные стадии генотипической дифференцировки,* а также в том, что разделенные части популяции или вида неизбежно попадают под несколько различное давление отбора.

Сравнивая относительное значение давления элементарных эволюционных факторов, надо отметить, что давление изоляции обычно превосходит давление мутационного процесса и, видимо, близко к величине давления волн жизни (в конкретных условиях эти величины могут быть различными).

Изоляция расчленяет исходные популяции на две или более, а группы популяций на различающиеся формы. Любая группа особей в природе давлением изоляции генетически отделена от других близких групп. Следовательно, *действие изоляции — обязательное условие всякого эволюционного процесса.*

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Три элементарных эволюционных фактора, действуя на элементарный эволюционный материал,— наследственные изменения и их комбинации в природных популяциях вместе (и каждый в отдельности) — приводят к изменению генотипического состава популяции.

Если такое изменение необратимо, оно может превратиться в элементарное эволюционное явление (см. гл. 7).

Механизм действия трех факторов совершенно различен, но общим для них является ненаправленность, неопределенность и стохастичность действия.

Оценивая роль трех элементарных эволюционных факторов, можно сказать, что первые два фактора (мутационный процесс и волны жизни) — *факторы-поставщики* элементарного эволюционного материала (хотя и действуют совершенно по-разному), а изоляция оказывается *фактором-усилителем* генетических различий между группами особей; элементарные факторы эволюции различаются и по средним давлениям.

Если давление мутационного процесса в природе всегда очень незначительно (хотя и постоянно), то давление популяционных волн резко колеблется в разные периоды жизни популяции. Давление изоляции обычно более или менее длительно и всегда сравнительно велико.

В природе три эволюционных фактора действуют совместно, но роль каждого может усиливаться. Но даже совместное действие трех элементарных факторов не обеспечивает устойчивого протекания направленного процесса эволюции.

Направленность эволюции придает действие естественного отбора.

ГЛАВА 10

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР — ДВИЖУЩАЯ СИЛА ЭВОЛЮЦИИ

В предыдущей главе показано значение мутационного процесса, волн жизни и изоляции для эволюции. Эти элементарные факторы эволюции не могут определить направление эволюционного процесса, поскольку их действие ненаправленно. В то же время эволюция в целом не хаотический, а направленный процесс, связанный с выработкой новых и новых приспособлений, возникновением одних и вымиранием других видов, возникновением иерархической системы таксонов, осуществлением прогрессивного развития живой природы. Все это осуществляется под действием направленных эволюционных сил. Известен лишь один направленный эволюционный фактор — естественный отбор.

Учение об отборе, сформулированное в четкой форме еще Ч. Дарвином, давно стало основой теории эволюции.

В настоящее время учение о естественном отборе пополнено новыми фактами и развито множеством новых подходов. Однако все основные положения, развитые Ч. Дарвином в обоснование учения об отборе, полностью сохраняют свое значение. Остановимся на предпосылках, приведших Ч. Дарвина к открытию принципа отбора в природе, и рассмотрим примеры механизма, форм и направлений действия естественного отбора.

Предпосылки естественного отбора

Ч. Дарвин открыл принцип естественного отбора исходя из двух основных предпосылок: во-первых, характерной для всех живых существ наследственной гетерогенности особей, т. е. наследственной изменчивости, затрагивающей все возможные признаки и свойства, во-вторых, избыточной численности потомства при стационарной общей численности вида в целом. Рассмотрим указанные предпосылки несколько подробнее.

Гетерогенность особей. Известно, что во всех **популяциях** особи отличаются друг от друга по многим наследственным особенностям; первично они связаны с возникновением мутаций и комбинированием наследственных факторов родителей при скрещивании (см. гл. 7 и 8). Постоянное действие мутационного процесса и панмиксии сделало популяционную наследственную гетерогенность обязательным явлением в природе (см. гл. 8) и первой важнейшей предпосылкой действия естественного отбора.

Давление жизни и борьба за существование — другая важная предпосылка отбора. Каждая пара организмов дает гораздо больше потомства, чем выживает до взрослого состояния. Исключений нет ни в животном, ни в растительном мире. Одна особь сельди (*Clupea harengus*) ежегодно мечет в среднем около 40 тыс. икринок, осетр (*Acipenser guldenstädti*) — по 2 млн. икринок в течение многих лет, треска (*Gadus gadus*) — около 10 млн., а зеленая лягушка (*Rana ridibunda*) — до 10 тыс. икринок. Потомство одной пары воробьев за 10 лет теоретически может составить более 200 млрд. особей.

При выживании всех растений потомство от одной семянки одуванчика (*Taraxacum officinale*) на 2-й год составила бы 100 особей, на 5-й год — 10^7, на 10-й год — 10^{17}. За 10 лет потомство одного одуванчика покрыло бы нашу планету сплошным слоем толщиной в 20 см. Действительные возможности размножения превышают любые воображаемые масштабы.

Одно растение мака (*Papaver somniferum*) ежегодно дает до 30 тыс. семян и его потомство может покрыть нашу планету за 3—4 года.

Высокие потенциальные возможности к размножению, однако, редко приводят в природе к перенаселению ввиду наличия факторов, ограничивающих размножаемость.

Число взрослых особей каждого вида в среднем сохраняется постоянным из-за значительной гибели. Борьба за существование — неизбежное следствие прогрессии размножения особей (Ч. Дарвин).

Борьба за существование охватывает все формы активности особей, направленные на поддержание жизни и размножение. Особь вступает в определенные отношения с другими организмами, фактически соревнуясь в добывании пищи и защите от врагов. Например, заяц спасается от волка и других хищников бегством, но заяц, захвативший зимой сочную осиновую ветку, соревнуется в этом с другими зайцами. Это примеры проявления *прямой борьбы за существование как межвидовой* (зайцы — волки), так и *внутривидовой* (зайцы — зайцы). Встречается еще *косвенная* (или конституционная) *борьба за существование*. Например, особи одного вида соревнуются между собой в устойчивости против действия неблагоприятных факторов среды: голода, холода, засухи, засоленности и т. д. Примеры борьбы за существование не сводятся к борьбе в прямом смысле слова. Обоюдополезные взаимоотношения насекомых и опыляемых ими растений, так же, как и взаимоотношения гриба и водоросли в лишайнике, есть формы борьбы за существование в широком смысле слова.

Сопоставляя вывод о наличии в природе борьбы за существование, ведущей к ограничению достижения половой зрелости большей части особей, с выводом о всеобщей изменчивости признаков и свойств, Ч. Дарвин пришел к принципиальному заключению *о неизбежности существования в природе процесса избирательного размножения одних и гибели других особей — существовании про-*

цесса естественного отбора. Особи одного вида неизбежно отличаются друг от друга какими-либо наследственными особенностями. В процессе борьбы за существование ничтожные на первый взгляд отличия могут дать преимущества в размножении одним особям и определить неудачу других. В конечном итоге в живых остаются (и что еще важнее,— оставляют большие потомства) лишь те особи, которые обладают определенными, благоприятными в данных условиях, особенностями.

Как бы ни различались разные виды по продолжительности жизни, плодовитости, репродуктивным циклам и другим особенностям, определяющим прогрессию размножения, во всех без исключения случаях образуется избыточная численность потомства. Возникновение избыточной численности потомства может рассматриваться как механизм, неизбежно ведущий к естественному отбору. Казалось бы, что в ходе эволюционного процесса организмы легко могли бы приобрести особенности, снижающие репродуктивные возможности и избавляющие их от внутривидовой формы борьбы за существование. Однако мы наблюдаем устойчивое сохранение и развитие форм размножения, обеспечивающих существование постоянного *давления жизни.* С увеличением численности возрастает и вероятность появления новых наследственных изменений и их комбинаций. Эволюция оказывается как бы «часами» с постоянным самозаводящимся устройством.

Прогрессия размножения приводит к двум важным последствиям: 1) возрастает вероятность появления новых наследственных уклонений; 2) создается «давление жизни» и, как следствие, возникает борьба за существование. В ходе борьбы за существование проверяются достоинства *каждой* особи. Выжившие обладают какими-то преимуществами.

Реально существующие в природе предпосылки естественного отбора — наследственная гетерогенность особей в популяциях и давление жизни, возникающее из-за постоянной избыточной численности особей.

Остановимся на более полной и точной характеристике естественного отбора.

Понятие «естественный отбор»

Понятие естественный отбор относится к фундаментальным понятиям не только эволюционного учения, но и всей биологии. Ч. Дарвин определил естественный отбор как сохранение особей с полезными и гибель с вредными индивидуальными уклонениями — «переживание наиболее приспособленных». Однако эти формулировки недостаточно отражают некоторые очень важные генетические последствия действия отбора.

В процессе естественного отбора важны не столько выживание или гибель особей, сколько их *дифференциальное размножение.*

Главное значение в эволюции имеет не само выживание особей, а вклад каждой особи в генофонд популяции. В генофонд популяций больший вклад внесет та особь, которая оставит более многочисленное потомство. Сам факт выживания вплоть до достижения старости без оставления потомства (если даже особь индивидуально очень жизнеспособна) не будет иметь последствий для эволюции; без размножения вклад особи в генофонд популяции равен нулю. Только успех в распространении и закреплении определенных аллелей (или целых генных комплексов) в популяциях ведет к возникновению элементарного эволюционного явления (см. гл. 7), лежащего в основе всякого эволюционного процесса. Но достигается это лишь при дифференциальном воспроизведении генотипов. Следовательно, лишь успех в размножении разных особей может служить объективным генетико-эволюционным критерием естественного отбора.

Следовательно, *под «естественным отбором» нужно понимать избирательное (дифференциальное) воспроизведение разных генотипов (или генных комплексов)*.

Приведенная формулировка применима к микроорганизмам, грибам, растениям и животным независимо от способа их размножения и продолжительности жизни индивидуума. Избирательное размножение генотипов основывается на оценке жизнеспособности данного генотипа практически на всех этапах эмбрионального и постэмбрионального развития. Только успех в размножении — главный критерий победы особи (популяции и вида) в борьбе за существование.

Объект отбора. Под отбор могут попасть либо отдельные индивиды, либо целые группы: семьи, популяции, группы популяций, виды, наконец, целые сообщества. Соответственно этому различают *индивидуальный и групповой отбор* (см. ниже). Любой групповой отбор всегда сводится в конце концов к отбору тех или иных индивидов в пределах популяции и как элементарный эволюционный фактор естественный отбор первично действует в пределах популяций. Отсюда заключение, что популяция — *поле действия отбора* как элементарного фактора эволюции. В пределах популяций отбираются (т. е. преимущественно оставляют потомство) индивиды, обладающие какими-то достоинствами перед другими. Эти достоинства выражены наличием или отсутствием каких-либо признаков или свойств, рассматриваемых как *точки приложения отбора*.

Из генетики известно, что генотип (и популяционный генофонд) целостен в структурном и функциональном отношении и между всеми генами особи (или генотипами в генетической системе популяции) существуют сложные взаимодействия. Итогом таких взаимоотношений выступает то или иное развитие признака в фенотипе особи или частота встреч признака в популяции. Борьба за существование происходит не между генами и признаками, а между их носителями — особями. Именно индивидуумы являются *элементарными объектами отбора*.

Сфера действия естественного отбора как элементарного фактора эволюции затрагивает все жизненно важные признаки и свойства особи. Успех в размножении в первую очередь зависит от общей жизнеспособности особи. Чрезвычайно существенно, что отбор всегда идет по фенотипам. *Принцип отбора по фенотипам* означает, что непосредственной точкой приложения отбора может быть лишь конкретный результат реализации генетической информации в виде определенного признака или свойства. В фенотипе особи отражаются особенности генотипа, поэтому в чреде поколений отбор по фенотипам сводится к отбору определенных генотипов.

Но отбор генотипов происходит исключительно через отбор фенотипов. Такая двойственность и ступенчатость в действии отбора определяет важность фенотипа (и фенотипической изменчивости в целом) в эволюции (см. гл. 18).

При оценке сферы действия отбора надо помнить, что признаки, находящиеся под постоянным контролем отбора, прямо и непосредственно связаны с процессами, ведущими к повышению вероятности оставления потомства. Но есть признаки и свойства, возникающие в эволюции как результат *«соотбора»* других важных для жизнеспособности признаков и свойств. Такие второстепенные (с приспособительной точки зрения) признаки и свойства могут включаться в сферу действия отбора лишь опосредованно, в виде *«шлейфа»*, автоматически соотбираемых признаков или генных комплексов. Возможно, наконец, что в процессе эволюции произойдет «переоценка ценностей» и бывшие случайными и имеющие меньшее приспособительное значение признаки станут одними из важных и непосредственно подхватываемых (или устраняемых). Проблема отбора таких признаков и свойств связана с интересными эволюционными явлениями — корреляцией, пре- и постадаптациями.

Существует одно ограничение сферы действия отбора. Естественный отбор не может изменить строение какого-либо вида без пользы для самого и лишь на пользу другому виду. Такие изменения «запрещены» в процессе эволюции самим принципом действия естественного отбора, подхватывающего лишь признаки и свойства, определяющие успех в размножении особей данного вида. Отбор часто направлен на создание взаимоприспособлений видов друг к другу. Иногда такие приспособления оказываются удивительно тонкими и сложными и никогда не направлены против данного вида. Однако отбор часто ведет к созданию признаков и свойств *невыгодных для отдельной особи и полезных для популяции* и вида в целом (см. гл. 11).

Примером такого приспособления является зазубренное жало пчел и некоторых других видов насекомых. Ужалившая пчела оставляет жало в теле врага и гибнет, но гибель особи оправдана с точки зрения сохранения семьи. *Групповые приспособления* являются результатом действия естественного отбора на группы особей внутри вида.

Примеры действия естественного отбора

Начиная с конца XIX в. неоднократно предпринимались, с одной стороны, попытки экспериментальной проверки гипотезы естественного отбора, а с другой, непосредственного анализа в природе механизма протекания процесса отбора. При этом удалось неопровержимо доказать возможность действия отбора (в обобщенной — «догенетической» трактовке как выживание наиболее приспособленных особей). Однако безупречные доказательства творческого (направленного) действия естественного отбора были получены лишь в середине XX в.

Экспериментальные доказательства действия естественного отбора. Несколько специальных работ по экспериментальному изучению действия естественного отбора проведены в конце XIX — начале XX в. при выяснении роли защитной окраски.

Наиболее убедительной и обстоятельной была работа М. М. Беляева с богомолами (*Mantis religiosa*). Для этого вида характерен внутрипопуляционный полиморфизм по окраске: существуют желтые, зеленые и бурые особи. На расчищенной от травы площадке в 120 м^2 блеклобурого цвета на расстоянии 1 м друг от друга к колышкам были привязаны богомолы бурого, желтого и зеленого цвета. За 12 дней опыта птицами (чеканы-каменки) было уничтожено 60% желтых, 55% зеленых и только 20% бурых богомолов, у которых окраска тела совпадала с цветом фона. Соответствие организма среде обитания достигается через уничтожение менее приспособленных. Вместе с тем оказалось, что для выживания требуется комплекс приспособлений. В частности, было замечено, что защитная роль окраски возрастает, если она сопряжена с позой покоя. Более подвижные особи и при наличии защитной окраски выклевывались птицами.

Сходные опыты еще ранее были проведены на других насекомых. Е. Паультон (1898) расположил 600 куколок бабочки-крапивницы (*Vanessa urticae*) на коре, изгороди, стенах и на желтых листьях крапивы. В тех случаях, когда окраска куколок совпадала с окраской фона, птицами было уничтожено не более 57% куколок, а при различии в окраске — более 90%.

Одним из самых обстоятельных экспериментальных исследований процесса отбора до сих пор остается работа В. Н. Сукачева (1928), проведенная с одуванчиком (*Taraxacum officinale*). Учитывались не только выживание отдельных особей, но их успех в размножении. Одуванчик, как известно, размножается и путем перекрестного опыления, и путем апомиксиса. С одной и той же лужайки под Ленинградом были выбраны три генетически и фенотипически различающиеся формы: с мелко рассеченными листьями (тип А), сильно опушенные (тип Б) и с высокими красными черешками (тип В). Растения, выращенные из семян каждого типа, были высажены на расстоянии 18 и 3 см друг от друга. Подсчитывалось число выживших в разных условиях растений, число цветков на одном растении, число семян на соцветии и на растении

в целом. Результаты показали, что в условиях редкой посадки наиболее жизнеспособны растения типа Б (табл. 5).

Таблица 5 **Результаты экспериментального изучения действия естественного отбора у одуванчика** (по В. Н. Сукачеву, 1928)

Биотипы растений	Процент вымерзших растений		Семенная продуктивность растений при редкой посадке		Общее число семян у одного растения, шт.
	редкая посадка	густая посадка	число соцветий, шт.	число семян в соцветии, шт.	
А	22,9	73,2	27	70	1890
Б	31,1	51,1	38	70	2660
В	10,3	75,9	10	140	1400

Растения типа Б оказались наиболее плодовитыми по общему числу семян, хотя по числу семян в одном соцветии преимущество было у растений типа В. В эксперименте исследовано действие естественного отбора в том виде, в каком он часто выступает в природе. Оценка особей при этом проводилась по общей жизнеспособности (и числу потомства), а не по отдельно взятому признаку, как это имело место в опытах с богомолами и куколками бабочек-крапивниц.

Эти и другие *опыты неопровержимо доказали реальность существования отбора* как процесса дифференциального истребления, приводящего к дифференциальному размножению особей внутри популяции. Однако эти эксперименты еще не показали творческой ведущей роли отбора в образовании новых признаков и свойств, позволившей Ч. Дарвину положить принцип отбора в основу теории эволюции.

Доказательства ведущей роли отбора в возникновении новых признаков. Выяснение ведущей роли отбора в возникновении новых признаков и свойств тесно связано с познанием механизма действия отбора. Рассмотрим несколько классических примеров отбора, начиная с так называемого явления *индустриального меланизма.*

В XIX—XX вв. человек стал свидетелем быстрого потемнения окраски у многих бабочек в развитых индустриальных районах. В настоящее время в Европе более чем у 70 видов чешуекрылых окраска изменилась в таком направлении. Причины и механизм этого явления хорошо изучены на примере бабочки березовой пяденицы (*Biston betularia*), которая днем обычно неподвижно сидит на светлой коре деревьев, сливаясь с фоном (рис. 47).

В 1848 г. на окраине Манчестера был пойман один экземпляр березовой пяденицы темного цвета — меланист. Редкие вначале темные меланистические формы впоследствии стали интенсивно



Рис. 47. Типичная (светлая) форма березовой пяденицы (*Biston betularia*) малозаметна на светлой коре дерева, тогда как меланистическая форма на этом фоне хорошо заметна (из Г. Стеббинса, 1966)

распространяться в промышленных задымленных и загрязненных районах, вытесняя белую форму (рис. 48). Темные формы бабочек оказывались покровительственно окрашенными в связи с закопчением стволов деревьев и других мест их дневного отдыха. Наблюдения за некоторыми насекомоядными птицами (славки, синицы и др.) показали, что вдали от промышленных центров они вылавливают в основном темных бабочек, а в промышленных — белых (табл. 6).

Таблица 6

Результаты экспериментов по изучению истребляемости светлых и темных форм березовой пяденицы в разных районах Англии
(по данным Кетлуэлла, 1956)

Район	Выпущено, шт.		Выживаемость, % (выловлено световыми ловушками)		Уничтожено (отношение темных к светлым)
	светлых	темных	светлых	темных	
Закопченный	137 64	447 154	13 25	27 53	1 : 2,1 1 : 2,1
Незакопченный	393	406	13,7	4,7	2,9 : 1

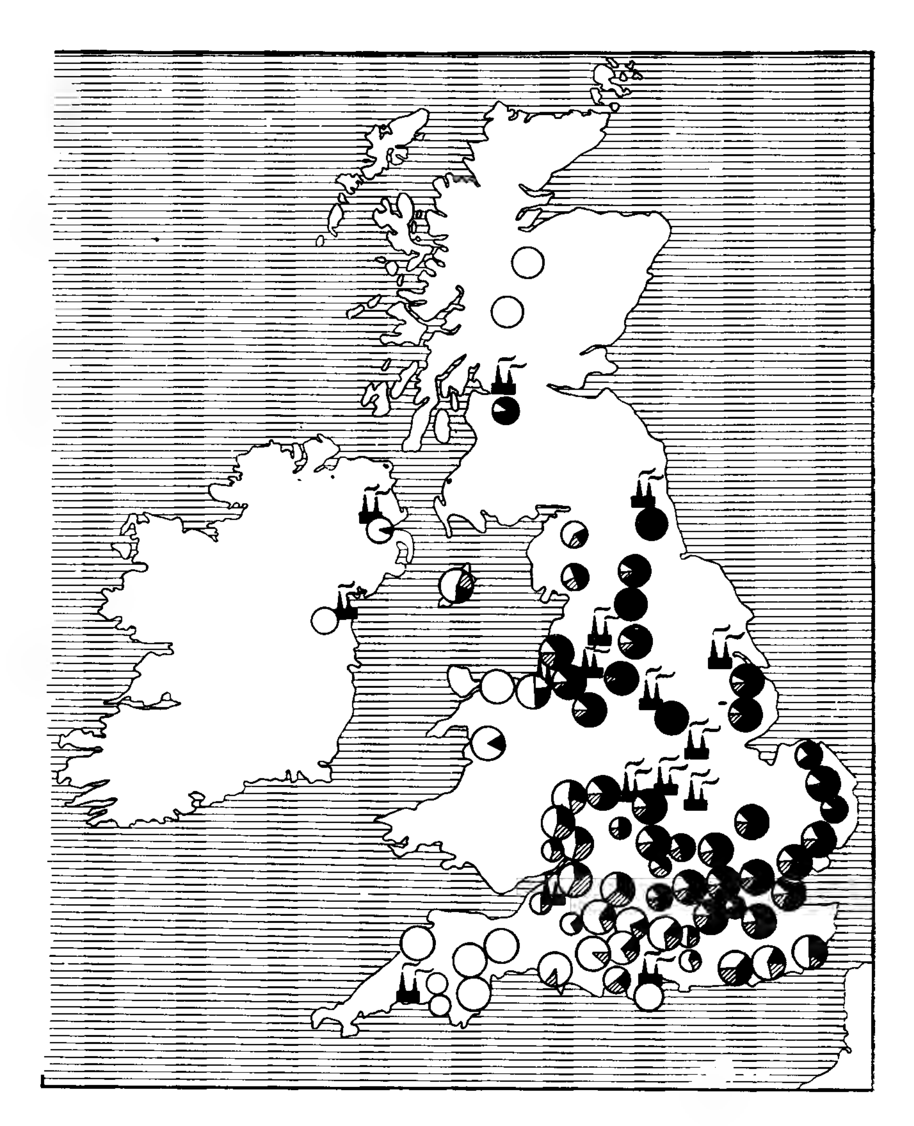


Рис. 48. Размещение светлых и темных форм березовой пяденицы по территории Англии (черным — доля меланистических форм в популяциях) (из Cr. Сковрона, 1965).

Обозначены также промышленные центры, из которых устойчивые западные ветры переносят копоть в другие районы

Цифры показывают существование сильного отбора, направленного против темных форм в незагрязненных местностях и против светлых в загрязненных и закопченных районах.

Генетический анализ показал, что темная окраска бабочек обусловлена доминантным геном (ген C — «carbonaria»).

В результате комплексного анализа, проведенного систематиками, генетиками, экологами и эволюционистами на протяжении более чем 100 лет, впервые была неопровержимо доказана *ведущая роль* естественного отбора в возникновении и распространении нового признака. Анализ механизма формирования индустриального меланизма способствовал превращению представлений Ч. Дарвина о ведущей роли отбора в возникновении новых признаков и свойств из правдоподобной *гипотезы*, подтверждаемой косвенными данными, в *теорию*. Сейчас накоплены и другие данные, свидетельствующие о ведущей роли отбора при изменениях популяций и видов в природе.

Были изучены микроэволюционные изменения, происходящие в популяциях ужей (*Natrix sipedon*) на островах оз. Эри в Северной Америке. Ужи этих островов делятся по рисунку поперечных полос на 4 группы: А, Б, В, Г. Ужи типа А белые, полосы отсутствуют, у типа Г полосы наиболее выражены, типы Б и В занимают промежуточное положение (рис. 49). Доминирующими вокруг озера оказываются ужи группы Г, на островах встречаются группы А, Б и В. Излюбленными местами обитания ужей на островах служат известняковые скалы, обрывы и галечные отмели. С островов были взяты оплодотворенные самки и от них получено потомство. Как у взрослых особей, так и у детенышей встречались все типы окраски. Однако сравнение окраски детенышей и взрослых ужей островов показало наличие существенных различий в характере распределения полосатости (см. рис. 49). Оказалось, что среди взрослых ужей больше особей с менее выраженной полосатостью (типы А и Б), чем среди молодых, развившихся из яиц, отложенных самками, пойманными на островах. Это связано с избирательной элиминацией особей на островах в постэмбриональный период. На белых известняковых скалах островов преимущественно выживают светлые особи без полос. Полосатая окраска оказывается защитной в болотистых местах на материке вблизи озера, делая ужей незаметными для их главных врагов (чаек, цапель и др.). Вероятность выживания полосатых особей на островах примерно в 4 раза меньше, чем у особей без полос. То, что при столь жестком естественном отборе на островах продолжают встречаться хоть изредка полосатые ужи, объясняется возможностью незначительной миграции материковых ужей на острова (ужи, как известно, хорошо плавают) и постоянного поддержания за этот счет притока генов «полосатости» в островные популяции.

Остановимся на анализе случаев действия отбора, касающегося сохранения и установления в популяциях полиморфизма (см. гл. 7), т. е. наличия двух или более разных форм, соотношение которых не может быть определено только протеканием мутационного процесса. Рассмотрим два примера из этой серии.

Первый из них — анализ встречаемости красных и черных форм двуточечной божьей коровки (*Adalia bipunctata*), проведенный Н. В. Тимофеевым-Ресовским с сотрудниками в 1930—1966 гг. (см.

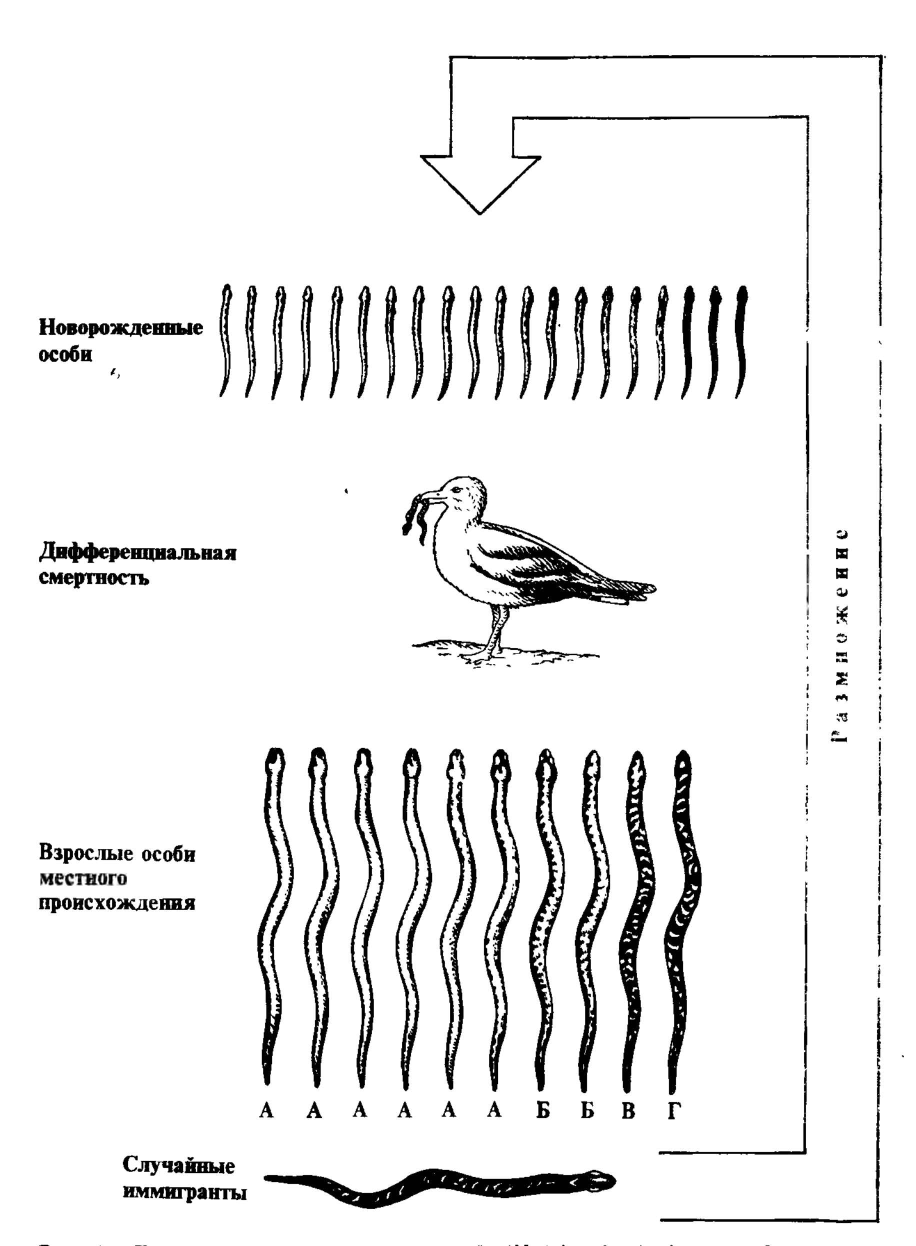


Рис. 49. Естественный отбор среди ужей (*Natrix sipedon*) озера Эри: происходит избирательная элиминация темных полосатых форм (*Г*) на светлых известковых островах (по П. Эрлиху и Р. Холму, 1966)

гл. 7). Другой пример возникновения внутрипопуляционного полиморфизма под действием естественного отбора — распространение серповидноклеточной анемии в некоторых тропических районах Старого Света, проанализированный группой генетиков и медиков (Л. Полинг, А. Аллисон, Г. Нилл и др.) в 50—60 гг. XX в.

Серповидноклеточная анемия — болезнь крови, связанная с возникновением наследственного дефекта в молекуле гемоглобина,— ведет к резкому снижению его способности переносить кислород. Эритроциты при этом приобретают форму серпа. Особи, гомозиготные по рецессивному гену серповидноклеточности, погибают уже на ранних стадиях,— до 2 лет. Казалось бы, что при таком отрицательном направлении отбора этот ген должен был бы давно исчезнуть из популяций. Однако на самом деле около 20% коренного населения Африки, 8—9% негров в США и Бразилии, 10—15% населения некоторых частей Индии, Турции, Греции, Израиля и ряда других стран оказываются гетерозиготными по этому гену. Такая высокая концентрация летального гена в природе оставалась загадочной, пока не определили, что в гетерозиготном состоянии ген серповидноклеточности определяет устойчивость особи к малярии. Малярия же, как известно, в некоторых тропических странах мира одна из основных причин смертности населения. Естественный отбор, направленный на выживание и размножение особей, покровительствует индивидуумам гетерозиготным по гену серповидноклеточности. В потомстве же гетерозиготных людей могут появляться гомозиготы по серповидноклеточности, которые оказываются летальными, уже в силу развития серповидноклеточной анемии. Так, сложное разнонаправленное давление отбора на устойчивость к малярии, с одной стороны, и устранение из популяции гена серповидноклеточности — с другой, в силу действия генетических закономерностей приводит к установлению устойчивого полиморфизма по гетерозиготности (гена, определяющего серповидноклеточность).

Большая группа примеров ведущего действия отбора описана в связи с повышением резистентности (устойчивости) крыс и насекомых к ядохимикатам и микроорганизмов — к антибиотикам. Известно, что эффективность применения даже самых совершенных ядохимикатов быстро и резко снижается в результате отбора особей в пределах рас и популяций вредителей по устойчивости к ним. Так, в 1947 г. применение антикоагулята — варфарина в небольших дозах приводило через 5 дней к гибели всей затравливаемой популяции крыс. Однако недавно было обнаружено, что крысы пожирают варфарин без всякого вреда для себя (см. рис. 35). Повышение устойчивости крыс к варфарину — результат отбора и последующего распространения особей, случайно оказавшихся невосприимчивыми в пределах популяции. Так возникла раса крыс, названная «суперкрысами», причем возникли они на основе нескольких разных мутаций почти во всех странах мира.

Аналогично положение при борьбе с так называемыми «вредными» насекомыми. Внутри популяции насекомые часто оказыва-

ются неоднородными по устойчивости к ядохимикатам (даже в линиях, полученных от отдельных особей мух, выживаемость колеблется от 0 до 100% после действия ДДТ). Эта наследственная неоднородность служит основой для повышения их популяционной устойчивости к ядохимикатам. После воздействия ядов выживают лишь устойчивые формы, и они в результате реализации части потенциала размножения (см. гл. 7) быстро увеличиваются в числе, образуя популяции, устойчивые к действию ядов. Эксперименты в природных условиях на двукрылых (*Musca domestica, Drosophila melanogaster* и др.) насекомых показали, что при отборе в 4—7 поколениях после воздействия ДДТ устойчивость популяции повышается в сотни раз и отдельные особи переносят высокие концентрации яда, которые ранее вызывали 100%-ную гибель. Подобные явления описаны и применительно к повышению устойчивости микроорганизмов к антибиотикам и другим лекарственным препаратам.

Приведем два примера. Первый — исследование Н. В. Цингером льняного рыжика (*Camelina linicola*) — сорняк в посевах льна. Анализ показал, что сорняк образовался под действием бессознательного и естественного отбора из ярового рыжика (*C. glabrata*), разводимого, в культуре для получения масла. Семена ярового рыжика, как и любого другого растения, обнаруживают наследственные различия по величине, весу, цвету, темпам прорастания и т. д. Семена ярового рыжика заносились в посевы льна человеком или естественным путем. По внешнему виду льняной рыжик имеет сходство с льном: тонкий и мягкий стебель, узкие и тонкие листья, вытянутые междоузлия. Опыты показали, что при выращивании ярового рыжика в густых и увлажненных посевах льна уже в первом поколении они приобретают особенности, свойственные льняному рыжику (в частности, увеличивается высота стебля; в посевах льна высокие стебли позволяют им избежать недостатка света). Эти изменения, хотя и не наследуются, но определяют возможность сохранения сходных мутаций (в дальнейшем замена фенокопий «генокопиями»; см. гл. 18). Отбор мутантных особей ярового рыжика, случайно оказавшихся сходными с льном, привел к формированию нового вида сорняка — льняного рыжика.

Второй пример совместного действия бессознательного и естественного отбора, ведущего к возникновению совершенно новых признаков и свойств в популяциях,— формирование фенологического полиморфизма у погремка *Rhinantus* (*Alectorolophus*) под влиянием покосов на альпийских лугах Кавказа. На девственных лугах встречаются большой погремок (*R. major*), который цветет все лето; у него существуют вместе несколько сезонных рас. В условиях одного позднего сенокоса, проводимого на протяжении десятков лет, сохранились только те формы, которые цвели и давали семена до начала покоса, т. е. раннеспелые (*R. major polycladus*). В условиях ранних покосов образовалась раса еще более раннецветущих растений — погремок весенний (*R. major vernalis*). Вид распался на подвиды.

Рассмотренные примеры действия отбора в природе и эксперименте свидетельствуют как о существовании самого отбора, так и о его решающей роли в создании и распространении различных свойств и признаков, вплоть до возникновения новых видов и подвидов.

Эффективность и скорость действия естественного отбора

Эффективность и скорость действия естественного отбора зависит от ряда факторов: условий существования, конкретных признаков и т. д. В первую очередь — от величины давления отбора (т. е. степени количественного воздействия). Для оценки величины *давления отбора* необходимо познакомиться с понятием *адаптивная ценность генотипа.*

В процессе отбора индивидуальные достоинства каждого генотипа в популяциях оцениваются по способности передавать гены будущим поколениям. ***Способность генотипа к выживанию и воспроизведению по сравнению с другими генотипами в популяциях называется адаптивной ценностью генотипа.*** Она характеризует степень приспособленности генотипа и обозначается обычно буквой «W». Адаптивная ценность генотипов колеблется в пределах от 0 до 1. При $W=0$ передача генетической информации следующему поколению отсутствует (размножение отсутствует из-за гибели всех особей); при $W=1$ происходит образование максимально возможного числа гамет с данным наследственным признаком (полностью реализуются потенциальные возможности к размножению).

Адаптивная ценность генотипа определяется, конечно, всем комплексом генов. Поэтому даже генотипы, гомозиготные по одному и тому же гену, могут обладать различной адаптивной ценностью. Для упрощения адаптивную ценность определяют учетом частот аллелей до и после отбора, т. е. учетом их частот в поколениях, что в свою очередь зависит от коэффициента отбора.

Коэффициент отбора характеризует интенсивность элиминации или снижение воспроизведения мутантного аллеля по сравнению с исходной формой. Обозначается он буквой «S» и представляет величину, обратную адаптивной ценности генотипа; варьирует от 1 до 0. Чем больше адаптивная ценность генотипа, тем ниже коэффициент отбора. Если $W=1$, то $S=0$. Если из 100 родившихся особей с определенным признаком до размножения доживут все, а с другим признаком — лишь 99 особей, то можно сказать, что в первом случае коэффициент отбора равен 0, а во втором — 0,01. В природных условиях коэффициент отбора обычно не превышает 0,10—0,20, чаще имеет меньшие значения. Конечно, по отношению к летальным мутациям, резко понижающим жизнеспособность организмов, коэффициент отбора может быть и очень значителен или достигает 1,0.

В природе оценка адаптивной ценности генотипа по отдельным признакам происходит редко: обычно отбор идет по комплексу признаков. Для характеристики адаптивной ценности всех генотипов в популяции определяют *среднюю приспособленность*, обозначаемую «$\overline{W}$». Она равна сумме частот генотипов после отбора и определяется по формуле Харди — Вайнберга (см. гл. 7):

$$\overline{W} = p^2W_0 + 2pqW_1 + q^2W_2.$$

При этом среднюю приспособленность доминантной гомозиготы принимают за 1, а приспособленность остальных генотипов соотносят к ней в процентах.

Генотипы	*Средняя приспособленность*
AA	$W_0 = \frac{W_0}{W_0} = 1$
Aa	$W_1 = \frac{W_1}{W_0} = 1 - S$
aa	$W_2 = \frac{W_2}{W_0} = 1 - S_2$

Применяя эти формулы и зная соотношение генотипов до и после отбора, легко определить коэффициент отбора (табл. 7).

Таблица 7 **Определение величины коэффициента отбора (S) генотипов**

Показатели	Генотипы		
	AA	*Aa*	*aa*
Частота до отбора	0,25	0,50	0,25
Частота после отбора	0,35	0,48	0,17
Относительиая выживаемость	$W_0 = \frac{0,35}{0,25} = 1,4$ $\frac{W_0}{W_0} = \frac{1,4}{1,4} = 1,0$	$W_1 = \frac{0,48}{0,50} = 0,96$ $\frac{W_1}{W_0} = \frac{0,96}{1,4} = 0,7$	$W_2 = \frac{0,17}{0,25} = 0,68$ $\frac{W_2}{W_0} = \frac{0,68}{1,4} = 0,4$
Коэффициеит отбора $(1 - S)$	1,0—1,0 = 0	1,0—0,7 = 0,3	1,0—0,4 = 0,6

Чем значительнее коэффициент отбора, тем интенсивнее отбор против каких-либо генотипов, т. е. тем выше *давление отбора.* Давление отбора за отрезок времени всегда приводит к достиже-

нию определенного положительного результата (изменению частот генов). Это — *эффективность отбора.*

Отбор особенно эффективен против доминантных мутаций и при условии их полного выпадения и проявления. При $S=1$ популяция за одно поколение избавляется от доминантных летальных мутаций (рис. 50). Например, отсутствие насыщения популяций человека мутацией одной из форм карликовости (ахондроплазия) объясняется ее доминантностью и устранением в результате отбора. Особи, несущие ее, умирают в раннем возрасте, и по этой причине она не накапливается в популяциях человека. Отбор против рецессивных генов и при неполном доминировании, наоборот, затруднен. В гетерозиготном состоянии (под «прикрытием» нормального фенотипа) они как бы ускользают от действия отбора. Особенно трудно избавить от рецессивных мутаций большие популяции, где их перевод в гомозиготное состояние происходит очень медленно (рис. 51).

Эффективность отбора, как следует из данных рис. 51, в значительной степени зависит от исходной концентрации гена в популяции. При очень низких и очень высоких концентрациях отбираемого признака (гена) отбор действует слишком медленно, при средних концентрациях — очень быстро даже при низких величинах коэффициента отбора. Расчеты показывают, что при величине коэффициента отбора, равной всего 0,01, в популяции с доминантным геном A и рецессивным a возрастание частоты первого гена пойдет следующим образом:

Возрастание, %	*Число поколений*
0,1 — 1	250
1 — 50	500
50 — 98	5000
98 — 99	5000
99 — 99,9	90000

Конечно, приведенные цифровые расчеты являются значительно упрощенными, в них не учтены давление других факторов на концентрацию гена в популяции (например, мутационного процесса, отбора по другим коррелированным с изучаемым признаком и т. п.). Однако цифры — убедительное свидетельство относительно большой потенциальной мощи действия отбора даже при очень малых величинах коэффициента селекции.

Отсутствие отбора ($S=0$) вряд ли может иметь место в природных популяциях. Различные генотипы обязательно отличаются друг от друга и при постоянном давлении жизни у них различные вероятности достижения репродуктивного возраста. Один из разделов эволюционного учения — эволюционная математика — занимается моделированием ситуаций различных исходных случаев отбора: при разных значениях коэффициента селекции, отборе гомозиготных рецессивов, при разном значении преимущества гетерозигот перед гомозиготами и т. п. Мы ограничимся напоминанием

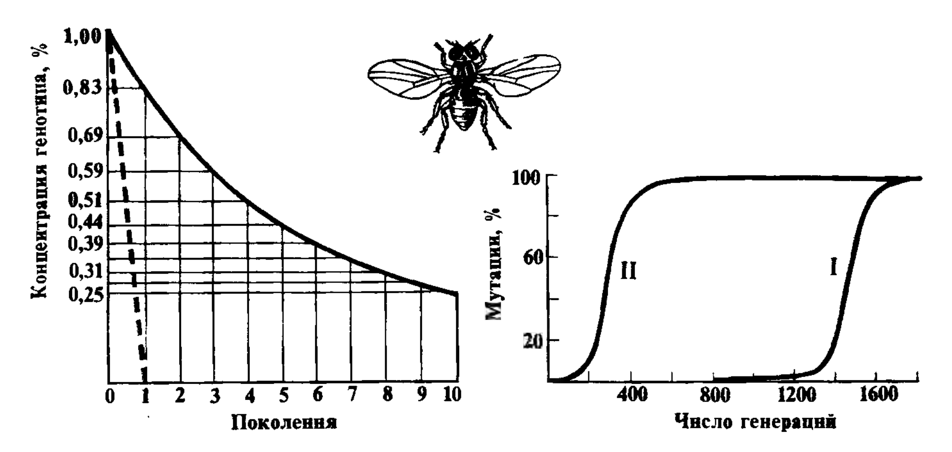


Рис. 50. Отбор против доминантного (пунктир) и рецессивного (жирная линия) генотипа при $S = 1$. Исходная концентрация генотипов равна 1% (из Н. П. Дубинина, 1970)

Рис. 51. Результативность действия отбора (при S около 1) по отношению к рецессивному и доминантному признакам. При очень низких (I) и при очень высоких (II) концентрациях признака отбор действует сравнительно медленно (по В. Людвигу, 1940)

известного факта, что взаимопроникновение классической концепции естественного отбора и популяционной генетики позволило более точно анализировать действие естественного отбора по его скорости и эффективности и моделировать многие ситуации, имеющие место в процессе эволюции.

Формы естественного отбора в популяциях

Различия в направлениях и результатах действия естественного отбора показаны при рассмотрении основных форм отбора в популяциях: это — *движущий, стабилизирующий и дизруптивный отборы.*

Стабилизирующий отбор — *форма естественного отбора, направленного на поддержание в популяциях среднего, ранее сложившегося, значения, признака и свойства.* При стабилизирующем отборе преимущества в размножении получают типичные особи со средним выражением признака. Эта форма отбора как бы охраняет и усиливает установившуюся характеристику признака, устраняя от размножения все особи, заметно уклоняющиеся в ту или другую сторону от сложившейся нормы (рис. 52).

Действие стабилизирующего отбора можно пояснить на многих примерах. Так, после снегопада и сильных ветров в Северной Америке было найдено 136 оглушенных и полуживых домовых воробьев (*Passer domesticus*); 72 из них выжили, а 64 погибли. Погибшие птицы имели или очень длинные или очень короткие крылья. Особи

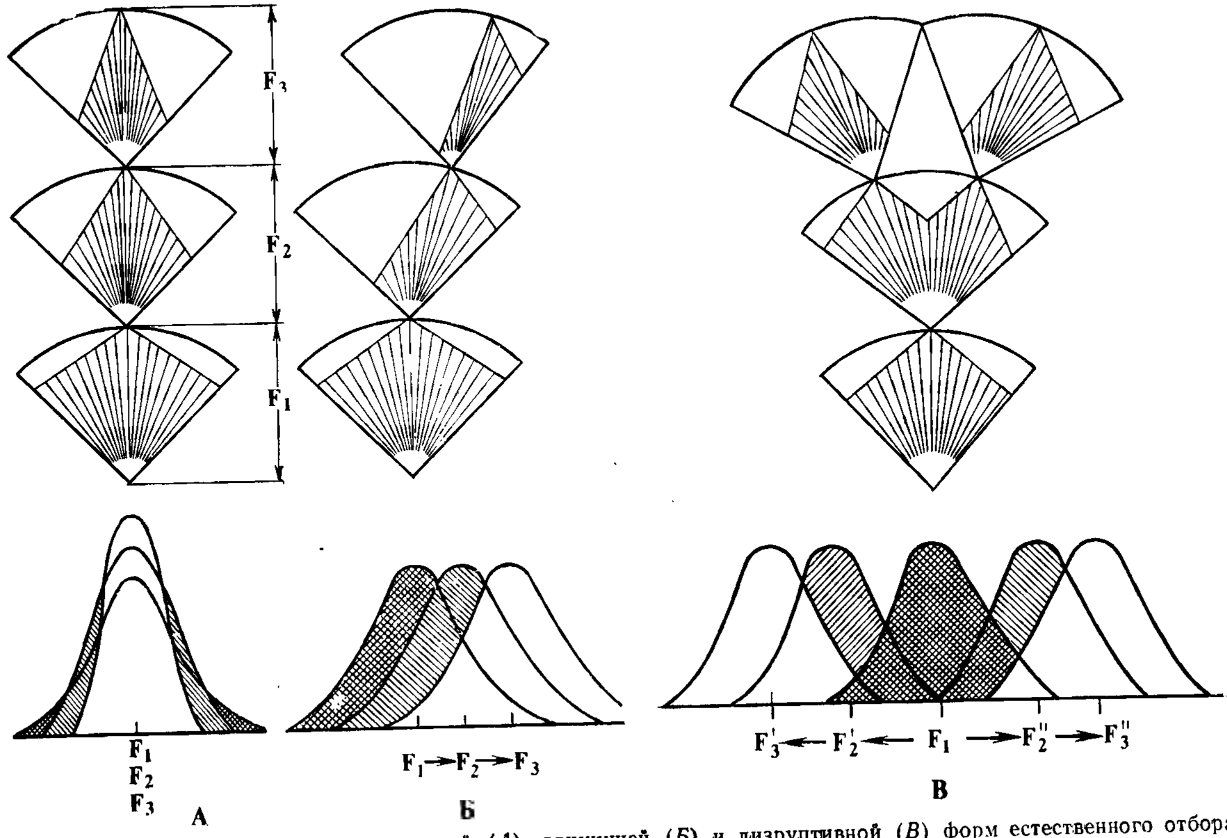


Рис. 52. Схема действия стабилизирующей (*А*), **движущей** (*Б*) **и дизруптивной** (*В*) форм естественного отбора (по Н. В. Тимофееву-Ресовскому и др., 1969, с дополнениями).

На популяционных кривых (внизу) заштрихованы элиминируемые варианты; при отборе особей внутри одного потомства (вверху) выживает лишь особь, чей онтогенез схематически изображен линией, достигающей верхней дуги

с средними — «нормальными» — крыльями оказались более выносливыми.

Другой пример — размеры и форма цветов у энтомофильных растений. Исследование ветро- и насекомоопыляемых растений показало, что размеры и форма цветов у энтомофильных растений более стабильны, чем у анемофильных. Устойчивость цветов энтомофилов обусловлена сопряженной эволюцией растений и их опылителей, «выбраковкой» уклонившихся форм. Шмель не может проникнуть в слишком узкий венчик цветка, хоботок бабочки не может коснуться слишком коротких тычинок у растений с длинным венчиком. Цветы, строго соответствующие «стандартам», выработанным в течение миллионов лет совместной эволюцией цветковых растений и насекомых-опылителей, могут оставить потомство. Известно, что обычно наибольшее число особей в каждой популяции обладает средней выраженностью любого признака. Этот факт, подтвержденный многими тысячами исследований самых разнообразных признаков, служит косвенным доказательством всеобщности действия стабилизирующей формы отбора.

Стабилизирующая форма отбора в течение сотен тысяч и миллионов поколений оберегает виды от существенных изменений (при постоянстве условий среды). Он действует до тех пор, пока условия жизни, при которых данный признак или свойство выработано, существенно не меняются. Стабилизирующая форма отбора оберегает норму от разрушающего влияния мутационного процесса, выбраковывая уклонения от приспособительной нормы. Без него не было бы устойчивости (стабильности) в живой природе. В этом состоит важная *консервативная роль* естественного отбора, необходимая также для сохранения и усиления результатов движущей формы отбора.

Движущий отбор. *Движущей (или направленной) формой отбора принято называть отбор, способствующий сдвигу среднего значения признака или свойства.* Такой отбор способствует закреплению новой нормы взамен старой, пришедшей в несоответствие с условиями (см. рис. 52). Изменение признака при этом может происходить как в сторону усиления, так и ослабления. Большинство приводившихся ранее прямых и косвенных доказательств естественного отбора относится именно к движущей форме, отражающей классическое, дарвинское, понимание сущности отбора.

Рассмотрим некоторые примеры. В гавани Плимут (Англия) после построения мола замедлилась скорость циркуляции воды, что привело к повышению содержания ила. При этом вместо крабов (*Carcinus maenas*) с широким головогрудным щитком в гавани распространились крабы того же вида с узким щитком. Вероятно, особи с широким головогрудным щитком, ранее доминировавшие в популяциях, в новых условиях погибали вследствие засорения жабер илом. Преимущество в размножении получили особи с более закрытыми жабрами, встречавшиеся ранее в популяциях довольно редко. Опыты в аквариуме с постоянным взмучиванием воды подтвердили правильность этого вывода.

Утрата признака — результат действия движущей формы отбора. Например, в условиях функциональной непригодности органа (или его части) естественный отбор способствует их редукции. Утрата крыльев у части птиц и насекомых, пальцев у копытных, конечностей у змей, глаз у пещерных животных, корней и листьев у растений-паразитов — примеры действия движущего отбора в направлении редукции органов. Материал для действия отбора в направлении редукции органов доставляется разного рода мутациями, которые ведут к дезинтеграции организма и нарушению системы его корреляций (см. гл. 15).

В опытах, описанных в гл. 7, была изучена возможность изменения числа щетинок у дрозофилы (*Drosophila melanogaster*). Направленный отбор через 30 поколений в одной линии снизил их число с 32 до 25, а в другой (после 20 поколений) повысил до 45—50 штук (см. рис. 37). Генетический анализ мух новых линий показал наследственную обусловленность вновь возникших особенностей. В экспериментах с тем же видом дрозофил показана возможность заметного повышения холодоустойчивости после отбора. Так, у исходной линии при температуре 0°C выживало лишь 28% 4-дневных личинок. После 30 поколений отбора для личинок температура 0° С превратилась в фактор, стимулирующий развитие. Этот процесс весьма характерен в природе; часто первоначально вредный фактор при его постоянном действии превращается в фактор нормального развития. Анализ показал, что холодоустойчивость в эксперименте возникла не в результате распространения единичной мутации, вызванной действием холода, а сложилась в результате действия движущего отбора в пределах гетерогенной популяции.

Дизруптивный отбор. Эта форма отбора имеет место в случаях, когда ни одна из групп генотипов не получает абсолютного преимущества в борьбе за существование из-за разнообразия условий, одновременно встречающихся на одной территории. При этом в одних условиях отбирается одно качество признака, в других — другое. Дизруптивный отбор направлен против особей со средним и промежуточным характером признаков и ведет к установлению полиморфизма в пределах популяций. Популяция как бы «разрывается» по данному признаку на несколько групп. Поэтому дизруптивный отбор называется также разрывающим, или расчленяющим. Итак, *дизруптивной называется форма отбора, благоприятствующая более чем одному фенотипу и действующая против средних промежуточных форм.*

Примеры возникновения полиморфизма уже приводились (см. гл. 9). Во всех случаях полиморфизма действовал отбор дизруптивной формы. Рассмотрим дополнительный пример действия такого отбора по закреплению полиморфизма по окраске раковин у виноградной улитки *Cepaea nemoralis*. Эти улитки различаются по количеству полос на раковине и степени пигментированности входного отверстия раковины в зависимости от окраски фона. Так, в лесах, где почвы имеют коричневый цвет, чаще встречаются

особи с коричневой и розовой окраской раковин, на участках с грубой и желтой травой — преобладает желтая окраска и т. п. Подобные различия в окраске раковин явно приспособительны, так как предохраняют их от истребления птицами. Полиморфизм улиток по окраске — результат действия дизруптивного отбора против средней нормы: единая популяция распадается на несколько форм и ни одна из них не имеет решающего преимущества перед другой.

Общим результатом дизруптивного отбора является формирование балансированного полиморфизма. Результат дизруптивного отбора (и возникновение его) можно представить в виде совместного и попеременного действия ведущего и стабилизирующего отбора (см. рис. 52).

Половой отбор

Естественный отбор, происходящий в популяции между особями только одного пола, называется половым отбором. Обычно половой отбор вытекает из-за борьбы между самцами (а в более редких случаях — между самками) за возможность вступить в размножение.

В теории естественного отбора Ч. Дарвин столкнулся с трудностью объяснения фактов *полового диморфизма*. Казалось бы, яркая окраска самцов многих птиц, зазывающие брачные крики и специфические запахи самцов действуют демаскирующе, но они имеют смысл для размножения, для успеха в половом отборе, так как повышают возможность участия в воспроизведении потомства. Самцы часто имеют более сильно развитые орудия для турнирного боя (рога, клыки, шпоры и т. п.). Эти органы вначале возникли как средство защиты в ходе борьбы за существование, а затем «подхватывались» половым отбором. В половом отборе большую активность обычно проявляют самцы, что выражается в боях, пении, ухаживании, демонстративном поведении. Наиболее активные самцы чаще занимают типичные для вида территории и тем самым имеют больше шансов найти самку для спаривания.

Значение яркой окраски самцов для участия в размножении показано в экспериментах. У австралийских волнистых попугайчиков воротник тем привлекательнее для самки, чем больше на нем черных пятен. Установлено, что самки предпочитают тех самцов, у которых воротничок наряднее. В опыте самцы были перекрашены под самок, а самкам искусственно подлажен воротничок самца; самки предпочтение отдавали фальшивым «самцам», т. е. перекрашенным самкам, и не обращали внимания на настоящих самцов, у которых был изменен наряд.

Гипотеза полового отбора, несмотря на объяснение многих фактов полового диморфизма, встречала и встречает возражения. С ней связан ряд парадоксов, когда успех в размножении не обя-

зательно приводит к другим преимуществам. Так, отдельные самцы райских птиц своим ярким оперением больше способны вызывать половую стимуляцию у самок и тем самым вносят заметный вклад в генофонд популяции. В этом и состоит одна из причин гипертрофированного развития украшений самцов многих птиц. Однако яркая окраска самцов не повышает жизнеспособность вида в целом, поскольку такая окраска самцов несомненно демаскирует их перед хищниками и увеличивает вероятность их гибели. В то же время развитие яркой окраски и привлечение внимания к самцам в период брачного сезона для вида выгодно в целом, так как самки остаются в относительной безопасности в трудный и ответственный период жизни, связанный с оставлением потомства.

Половой отбор — не самостоятельный фактор эволюции, а всего лишь частный случай внутривидового естественного отбора. Половой отбор имеет ограниченное распространение и проявляется главным образом у позвоночных животных.

Групповой отбор

Как уже указывалось выше, естественный отбор подразделяется на индивидуальный и групповой. Индивидуальный отбор сводится к дифференциальному размножению отдельных особей, обладающих преимуществами в борьбе за существование в пределах популяций. Индивидуальный отбор основан на соревновании особей внутри популяций.

Естественный отбор, «перерабатывая» незначительные наследственные различия особей и «складывая» их в определенном направлении, способствует постепенному отклонению предков от потомков. Любые признаки и свойства видов и более крупных таксонов формируются в процессе отбора особей на основе оценки их индивидуальных различий. На этом постоянном фоне индивидуального отбора в природе и осуществляется *групповой отбор — избирательное размножение какой-либо группы особей (популяции, вида и рода) из многих, вступивших в прямые или косвенные конкурентные отношения*. В групповом отборе популяции (виды) соревнуются друг с другом в создании и поддержании целостности надорганизменных систем. Групповой отбор может привести либо к вытеснению одной из конкурирующих групп и тем самым — к уменьшению группового многообразия, либо к возникновению различий между формами и тем самым — к понижению давления отбора. Рассмотрим несколько модельных примеров.

Кузнечики и копытные в определенных условиях выступают как конкуренты при использовании травянистых растений: если очень сильно размножатся кузнечики, то они могут полностью уничтожить всю травянистую растительность и обречь на гибель копытных (например, при массовом размножении саранчи). Конечно, обычно в сложных природных биогеоценозах кузнечики постоянно находятся под сильным давлением отбора со стороны паразитов

хищников и поэтому не могут неограниченно размножаться. Другой пример группового отбора касается копытных африканских саванн. Экологические наблюдения показали, что разные виды антилоп, обитающие там, поедают разные части травянистых растений (одни едят только мягкие вершины трав с цветами, другие — только сухие соломинки трав, третьи — колючие листья и т. п.). Такое положение является результатом группового отбора между близкими видами и способствует увеличению «суммы жизни» на единице площади.

Экспериментальным доказательством действия группового отбора служит «принцип Гаузе»: два вида с совершенно сходными требованиями к среде не могут существовать в одном месте — один из них обязательно должен быть вытеснен другим, либо эти виды в результате группового отбора разойдутся в разные экологические ниши.

В общем, принцип группового отбора приложим ко всем тем случаям, когда направление отбора определяется конкурентными взаимоотношениями между группами особей. Однако следует еще раз подчеркнуть, что во всех без исключения случаях групповой отбор основан на внутрипопуляционном естественном отборе (первичный и элементарный эволюционный фактор). Это и понятно, так как конкуренция видов в процессе эволюции осуществляется через конкуренцию их индивидов.

Одной из специфик надвидового группового отбора по сравнению с внутривидовым является то, что он не играет в эволюции той творческой роли, которую играет индивидуальный отбор. Возникновение эволюционных новшеств происходит только при индивидуальном отборе бесчисленных вариантов, а групповой отбор выбирает уже из готовых приспособлений, возникших на внутривидовом уровне. Промежуточное положение занимает групповой внутривидовой отбор — отбор разных семей, популяций, групп популяций.

Творческая роль естественного отбора

Естественный отбор, как отмечалось выше, первично действует в популяциях и приводит к определенным результатам путем положительного отбора наиболее «подходящих» генотипов. В природных условиях отбор чаще всего идет по нескольким направлениям. При длительном сохранении какого-либо направления отбора эффективными могут быть и векторы очень малой величины.

Антидарвинисты приписывали отбору роль механического сита или могильщика, т. е. только элиминирующую роль. Согласно такому мнению, отбор не создает, а лишь «сортирует» имеющиеся в популяциях изменения. Подобные суждения об отборе основаны на учете лишь элиминирующей, или стабилизирующей, его функции.

Определение отбора как дифференциального размножения генотипов тесно связано с признанием его творческой роли. Отбор

определяет направление эволюции, последовательно слагая случайные и многочисленные уклонения. Один и тот же материал (наследственная изменчивость), в зависимости от условий и направления отбора, может привести к различным результатам. В этом отношении действие отбора по праву сравнивают с деятельностью скульптора. Как он из бесформенной глыбы гранита создает чудесные творения «лишь» отсекая ненужное, так и отбор, складывая бесчисленные изменения, создает приспособления и виды, устраняя от размножения «лишь» менее удачные особи. Аналогия со скульптором, конечно, неполная: у человека-творца всегда есть план будущего творения, и отсекая те или иные куски от глыбы гранита, он идет к осуществлению цели. У отбора такой цели нет, направленность в действии отбора возникает стихийно, как интегрированный результат взаимодействия разных аллелей, генотипов, генофондов и биогеоценозов. Но у отбора есть то, чего нет в распоряжении скульптора — практически неограниченное время действия (миллионы и миллиарды лет) и огромное разнообразие материала для работы.

Для пояснения творческой роли отбора остановимся еще на одной аналогии. Предположим, что из большой выборки вырезанных букв алфавита, представленных в равном числе, предстоит сложить слово «кот». Для этого можно извлечь буквы по 2 и 3 и практически никогда не получить нужного сочетания. Но если из множества вынутых букв вернуть в ящик К, О и Т (со временем в ящике останутся только эти буквы), то это повысит вероятность получения нужного сочетания букв. Изменим еще одно условие: некоторые из вынутых букв вернем в ящик попарно (КО, КТ, ОТ), а другие оставим одиночными. Такие комбинации из двух букв легко могут быть дополнены третьей недостающей буквой и приведут к получению слова «КОТ». Хотя мы и не создали букв, но добились их смыслового сочетания. Точно так же и признаки могут «складываться» под влиянием отбора в результате сочетания разных генов. К этому следует добавить, что каждый ген отбирается и накапливается не сам по себе, а в системе с другими генами в целостном генотипе, как буквы в словах и слова в предложениях.

Для дальнейшего пояснения творческой роли естественного отбора сравним его действия с искусственным отбором, как это сделал Ч. Дарвин. Подобно тому как селекционер, отбирая особей с незначительными полезными уклонениями в поколениях, создает породы и сорта, так и естественный отбор ведет к накоплению новых признаков и образованию видов в природе. Для этого естественный отбор как исторический процесс располагает неограниченным временем в отличие от искусственного отбора.

Несмотря на сходство в действии искусственного и естественного отбора, они различаются по результатам. Искусственный отбор часто ведет к накоплению признаков, не приносящих пользу виду. Человек, проводя отбор в своих интересах, способствует специализации пород и сортов, что нередко приводит к понижению жизне-

пособности (выживаемости) организмов. Что касается естественного отбора, то он по своей природе не может способствовать этому. Ни одно приспособление в природе не может компенсировать вред от снижения жизнеспособности популяции.

Творческая роль отбора и определяет его особое место среди других эволюционных факторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Естественный отбор — важнейший и единственный направленный фактор, определяющий появление всех приспособлений, возникновение новых форм и иерархической системы таксонов. Поэтому можно говорить о творческой, ведущей роли естественного отбора.

Признание за естественным отбором ведущей роли в эволюции не принижает значения остальных компонентов механизма эволюционного процесса. Все элементарные эволюционные факторы взаимосвязаны между собой под контролем отбора, все они воздействуют на элементарный эволюционный материал, изменяя элементарную эволюционную единицу.

Теория естественного отбора была и остается одним из основных теоретических обобщений биологии, именно на ее основе был сделан синтез громадного фактического материала путем объяснения механизма эволюции. Концепция естественного отбора с каждым годом приобретает все большее значение в биологии.

ГЛАВА 11 ВОЗНИКНОВЕНИЕ АДАПТАЦИЙ — РЕЗУЛЬТАТ ДЕЙСТВИЯ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА

Каждый вид занимает определенное место в природе и находится в сложных и, как правило, гармоничных взаимоотношениях с условиями обитания. Эта уравновешенность и гармония в природе, и в частности соответствие строения органов выполняемым ими функциям, всегда поражают наблюдателя.

В предыдущей главе было продемонстрировано действие естественного отбора в природных популяциях. Эти примеры показы-

вают, что все закрепляющиеся в ходе эволюции особенности представляют собой те или иные адаптации (приспособления). Это в равной степени относится к морфологическим особенностям отдельных особей, образованию новых популяций и видов, изменению биогеоценозов. Возникновение приспособленности к среде — основной результат эволюции. Поэтому эволюцию можно рассматривать как процесс возникновения адаптаций — *адаптациогенез.*

В современной биологии проблема адаптации рассматривается в двух основных направлениях. Первое — выяснение адаптивного характера тех или иных конкретных особенностей строения организмов: от молекулярных основ организации жизни до структуры биогеоценозов. Эти исследования необходимы для развития большинства специальных разделов биологии. Второе направление исследований — эволюционное — направлено на выяснение общих черт развития адаптаций в процессе эволюции.

Содержание данной главы отражает указанные направления. Изложение начинается с описания и анализа целого ряда адаптаций в строении и функциях организмов, затем следует формулировка понятия адаптаций и элементарного адаптивного явления. Все это вместе взятое дает основание перейти к классификации явлений адаптаций. В конце главы обращено внимание на важное мировоззренческое значение решения «проблемы органической целесообразности».

Примеры адаптаций

Факты, свидетельствующие о приспособленности живых организмов, столь многочисленны, что не представляется возможным дать сколько-нибудь полное их описание. Приведем лишь некоторые яркие примеры, характеризующие адаптивную роль средств пассивной защиты, взаимоприспособленности видов, строения сложных органов, а также поведения в жизни животных.

Средства пассивной защиты. *К средствам пассивной защиты относятся такие структуры и особенности, которые одним лишь своим присутствием определяют бóльшую вероятность сохранения жизни особи в борьбе за существование.*

У животных часто развиваются твердые покровы — своеобразные защитные образования типа панцирей. Хитиновый покров членистоногих, достигающий у жуков и ряда ракообразных исключительной твердости; прочные раковины моллюсков; роговые чешуи рептилий, формирующие настоящие панцири у черепах,— лишь некоторые примеры такого рода. Богатые кремнеземом оболочки клеток развиваются у многих злаков, кристаллы щавелевокислого кальция встречаются внутри клеток некоторых растений; и те и другие образования служат хорошей защитой от неблагоприятных условий.

У многих растений и животных развиваются защитные образования в виде игл и колючек: у растений (кактусы, шиповник, боярышник и др.) такие образования служат эффективной защитой от поедания травоядными животными, у животных (ежи, дикобразы и др.) — служат защитой от ряда хищников. Эту же роль вы-

полняют волоски на поверхности листьев и стеблей, например, у крапивы, борщевика, дубровника, шалфея и др. Волоски нередко содержат органические кислоты, алкалоиды и другие сильно действующие вещества, которые вызывают воспалительные процессы либо в пищеварительном тракте у животных (при поедании), либо в кожных покровах при прикосновении (например, стрекательные клетки крапивы).

Развитие твердых покровов тела, колючек, игл и т. д. объяснимо лишь естественным отбором. Их формирование связано с накоплением мутационных изменений под контролем отбора. При этом происходило преобразование каких-либо ранее существующих структур. Колючки у растений, в частности, возникли путем изменения листьев или прилистников или имеют стеблевое происхождение (см. рис. 15 и 16).

Приспособительная окраска и форма тела — одно из важных пассивных средств защиты организмов. Не рассматривая подробно всего многообразия форм приспособительной окраски, ниже мы приведем примеры *покровительственной* и *предостерегающей окраски,* а также некоторые примеры *мимикрии* — подражательной окраски и соответствующего поведения.

Покровительственная окраска часто особенно важна для защиты организма на ранних этапах онтогенеза — яиц, личинок, птенцов и т. д. Так, яйца у птиц, открыто гнездящихся в траве или на земле, всегда имеют пигментированную скорлупу, соответствующую по цвету окружающему фону (рис. 53). Интересно, что у крупных птиц, хищников, а также у видов, чьи яйца находятся в закрытых гнездах или закапываются в почву (как у рептилий), покровительственная окраска не развивается.

Велика роль покровительственной окраски в сезонно меняющихся условиях. Например, многие животные средних и высоких широт зимой имеют белую окраску, что делает их незаметными на снегу (песец, заяц, горностай, белая куропатка и т. д.). У ряда животных наблюдается быстрое (в течение нескольких минут) приспособительное изменение окраски тела; это достигается перераспределением пигментов в хроматофорах кожи или других покровов тела у камбалы (*Pleuronectes flesus*), агамы (*Calotes versicolor*), хамелеона (*Chamaeleon chamaeleon*) и других животных.

Интересной разновидностью криптической (скрывающей) окраски является *расчленяющая* окраска, связанная с чередованием на теле темных и светлых пятен. Например, зебры (*Equus grevyi, Eq. bohme*, *Eq. zebra*) и тигр (*Panthera tigris*) плохо видны на расстоянии 50—70 м даже на открытой местности из-за совпадения полос на теле с чередованием тени и света в окружающей местности. Расчленяющая окраска нарушает впечатление о контурах тела. При этом не только контур животного сливается с окружающим фоном (рис. 54), но и затрудняется определение очертания жизненно важных органов, например, глаз у позвоночных животных. У многих совершенно неродственных животных наблюдается одинаковая маскировка глаза темными пятнами и полосами (рис. 55).

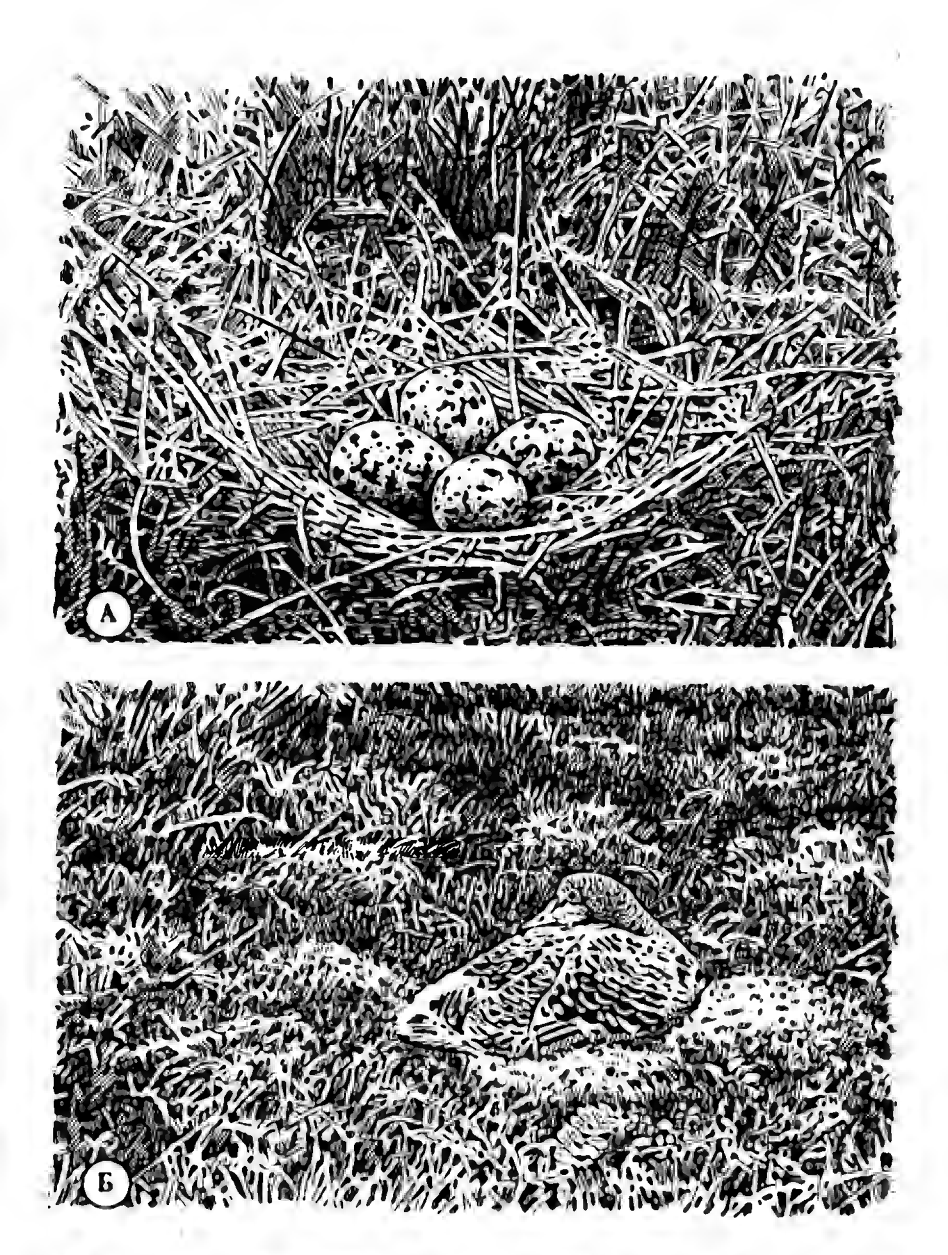


Рис. 53. Гнездо и яйца чибиса (*А. Vanellus vanellus*) и гага (*Б. Somateria mollisima*) на гнезде (из Х. Котта, 1950).

Благодаря покровительственной окраске и яйца и птица малозаметны

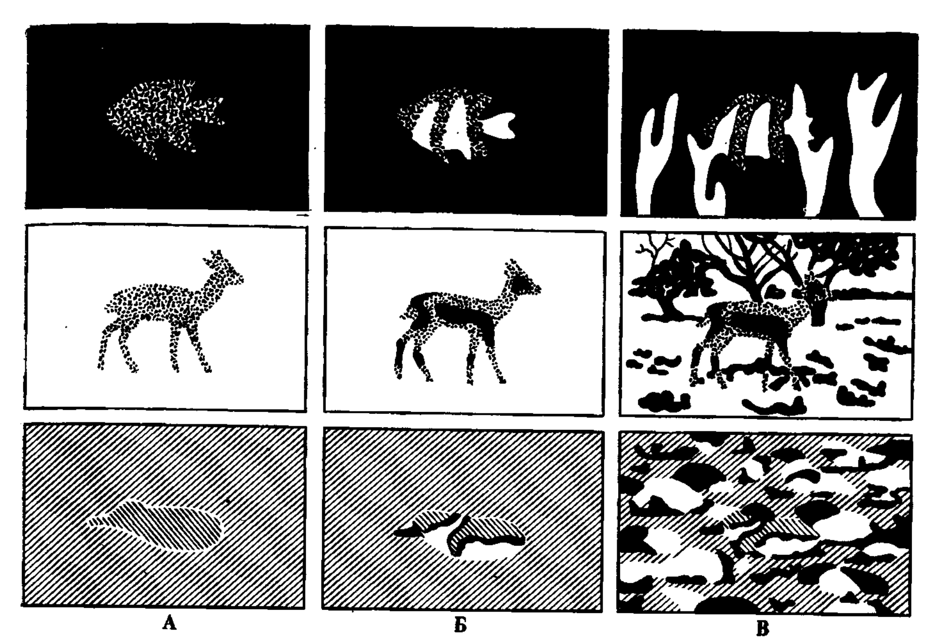


Рис. 54. Схема действия расчленяющей окраски. *А* — сплошная окраска; *Б* — расчленяющая окраска; *В* — животное с расчленяющей окраской на соответствующем фоне становится малозаметным (из Х. Котта, 1950)

В ряде случаев развиваются ложные пятна — «глаза», отвлекающие внимание хищника от головы животного, которые развиваются на крыльях некоторых насекомых (бабочек), на хвостовом плавнике некоторых коралловых рыб и др.

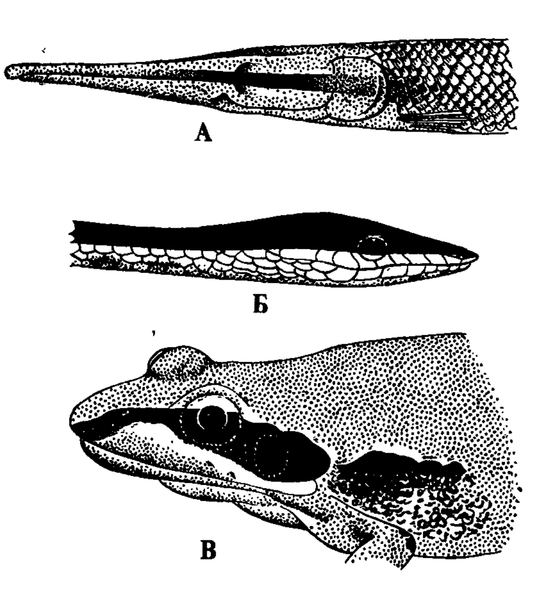


Рис. 55. Маскировка глаза у некоторых позвоночных. *А* — рыба; *Б* — змея; *В* — лягушка (из Х. Котта, 1950)

Чрезвычайно распространенной формой покровительственной окраски является окраска по принципу скрадывающей *противотени* — «темная спина — светлое брюхо». Такая окраска, характерная для большинства обитателей толщи воды и многих птиц, делает их менее заметными для наблюдателя.



Рис. 56. Криптическая окраска, поведение и форма тела бражника *Smerinthus ocellatus* (*А*). Окрашенная по принципу противотени гусеница наименее заметна при обычном положении на ветке (*Б*) (из X. Котта, 1950)

Эффект любой формы покровительственной окраски повышается при сочетании ее с соответствующим поведением. Например, выпь (*Botaurus stellaris*) гнездится в камышах. В минуты опасности она вытягивает шею и поднимает вверх голову. В позе настороженности выпь трудно обнаруживаема даже на близком расстоянии. В момент опасности многие насекомые, рыбы, амфибии, птицы замирают, принимая позу покоя. Это в большей мере характерно для животных, не обладающих средствами активной защиты от врагов (рис. 56). Успех сочетания криптической окраски с позой покоя продемонстрирован в опытах с насекомыми богомолами (см. гл. 10): преимущественно истреблялись те особи, у которых покровительственная окраска не сочеталась с позой покоя.

Из приведенных примеров развития разных форм покровительственной окраски следует, что все они в той или иной степени обусловливают успех в борьбе за существование.

Формирование покровительственной окраски — результат взаимодействия элементарных факторов эволюции. Наследственные изменения особей по окраске тела или органов, вначале случайные по отношению к окраске фона, могут в некоторых условиях приносить успех в размножении. Даже частичное случайное совпадение окраски животных с цветом окружающих предметов повышает шансы особи в отношении оставления потомства.

Предостерегающая окраска. Очень яркая окраска обычно бывает характерна для хорошо защищенных, ядовитых, обжигающих, жалящих и т. п. форм. Яркая окраска заранее предупреждает хищника о несъедобности объекта их нападения. Биологическая роль такой окраски хорошо изучена в экспери-

лентах. Индивидуальные «пробы и ошибки» в конце концов заставляют хищника отказываться от нападения на жертву с яркой окраской (рис. 57). Яркая окраска служит своеобразным сигналом для предотвращения повторного и бесполезного нападения. Поэтому отбор способствовал не только выработке ядовитых секретов, но и сочетанию их с яркой (обычно красной, желтой, черной) окраской.

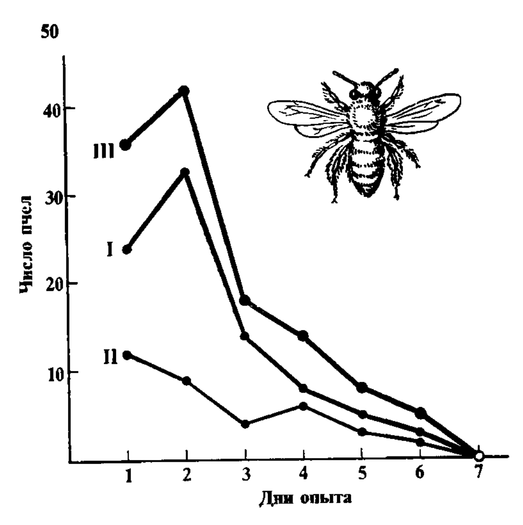


Рис. 57. Динамика поедания пчел 18 жабами (*Bufo bufo*) в двух экспериментах (по Х. Котту, 1950)

Перед началом каждого эксперимента животные голодали неделю. Между *I* и *II* экспериментами прошло 2 недели. *III* — суммарные данные по двум экспериментам. Видно, что к 7-му дню в каждом эксперименте жабы выучивались совершенно избегать поедания пчел. Это нежелание поедать пчел сохранялось у большинства жаб, по крайней мере, две недели поскольку во *II* эксперименте многие жабы сразу же избегали пчел

Мимикрия. Интересные примеры сложных адаптаций дает изучение подражания, мимикрии (от греч. «мимос» — актер) животных и растений, определенным предметам неживой и живой природы. Нередко подражание выступает в виде простой *маскировки* — наличия не только защитной окраски, но и подражательного сходства с какими-либо предметами. Например, гусеницы пяденицы в позе покоя удивительно сходны с сухой веткой.

Случаи истинной мимикрии еще более удивительны. ***Мимикрия — сходство беззащитного и съедобного вида с одним или несколькими представителями генетически неродственных видов хорошо защищенных от нападения хищников.***

При мимикрии различают *модель* (объект, которому подражают) и *имитатор* (подражатель). При *бэйтсовской* мимикрии модель должна быть или несъедобной, или иметь какие-либо другие защитные свойства, включая предостерегающую окраску. Например, пестрые ярко окрашенные (*апосематическая окраска*) бабочки семейства геликонид имеют неприятный запах и поэтому несъедобны для большинства птиц. В тех же районах встречаются представители семейства белянок, которые не имеют неприятного запаха, но обладают окраской, сходной с окраской геликонид. Птицы принимают их за несъедобных геликонид и не трогают. Явление подражательного сходства у незащищенных форм с защищенными широко распространено не только среди тропических насекомых (рис. 58). Для этой формы мимикрии важно, чтобы численность имитатора была меньше численности модели. В противном случае мимикрия не приносит пользы для имитатора, так

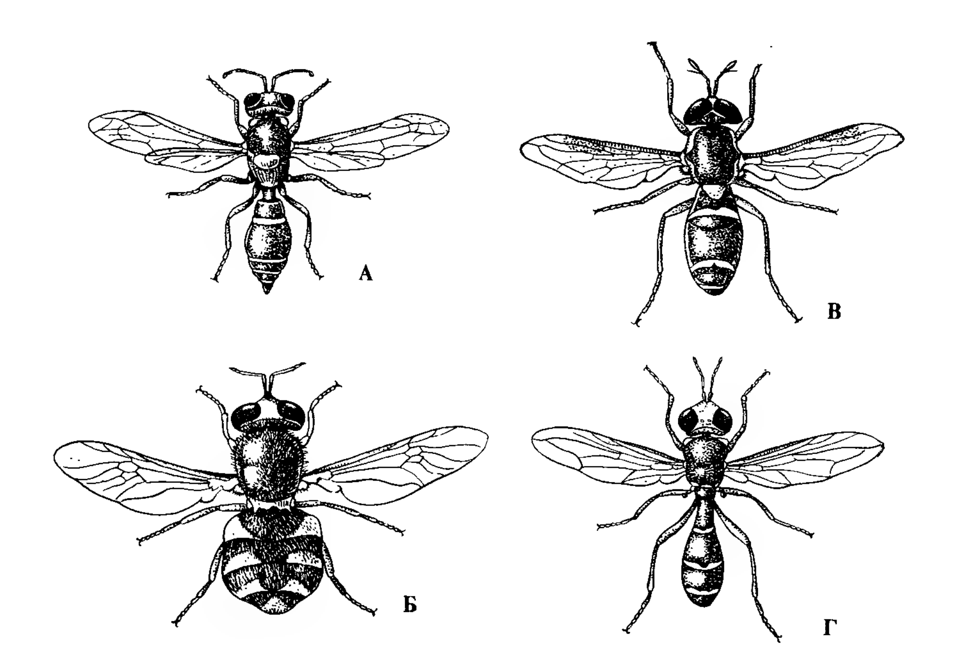


Рис. 58. Мимикрия мух, подражающих осам (бейтсовская мимикрия). *А* — хорошо защищенная оса-одинер (*Odynerus parietum*); *Б* — муха-львинка (*Stratiomyia chamaeleon*), подражающая осам окраской брюшка и формой усиков; *В* — муха-сирфида (*Chrysotoxum bicinetum*), подражающая осам окраской и частично формой тела; *Г* — муха-большеголовка (*Conops flavipes*) — совершенная копия внешнего вида некоторых ос (по А. С. Серебровскому, 1973)

как хищник быстро обнаруживает подлог. Можно сравнить этот тип мимикрии с маленьким предприятием, подделывающимся под рекламу какой-либо крупной фирмы.

При *мюллеровской* мимикрии возникает сходство между двумя и более несъедобными видами. Накопление опыта хищниками о несъедобности жертв происходит в каждом поколении путем «проб и ошибок». Если окраска двух несъедобных видов окажется в чем-то сходной, то такое сходство бывает полезным для обоих видов: хищник, не особенно различающий эти виды, будет скорее «выучиваться» избегать мимитические формы. Например, среди бабочек Danaidae, Neotropidae, Heliconidae, Acraeinae, встречающихся совместно в некоторых местах Южной Америки, наблюдается взаимное подражание. Такие *кольца мимикрии* играют важную роль в выживании каждого из входящих в них видов. До выработки условных рефлексов о несъедобности бабочек каждого из указанных семейств так или иначе происходит истребление какого-то количества особей всех видов. Однако при наличии мимикрии истреблению каждый из видов подвергается в меньшем масштабе. При мюллеровской мимикрии сходство между видами может быть выражено не так ярко, как при бэйтсовской. Мюллеровскую ми-

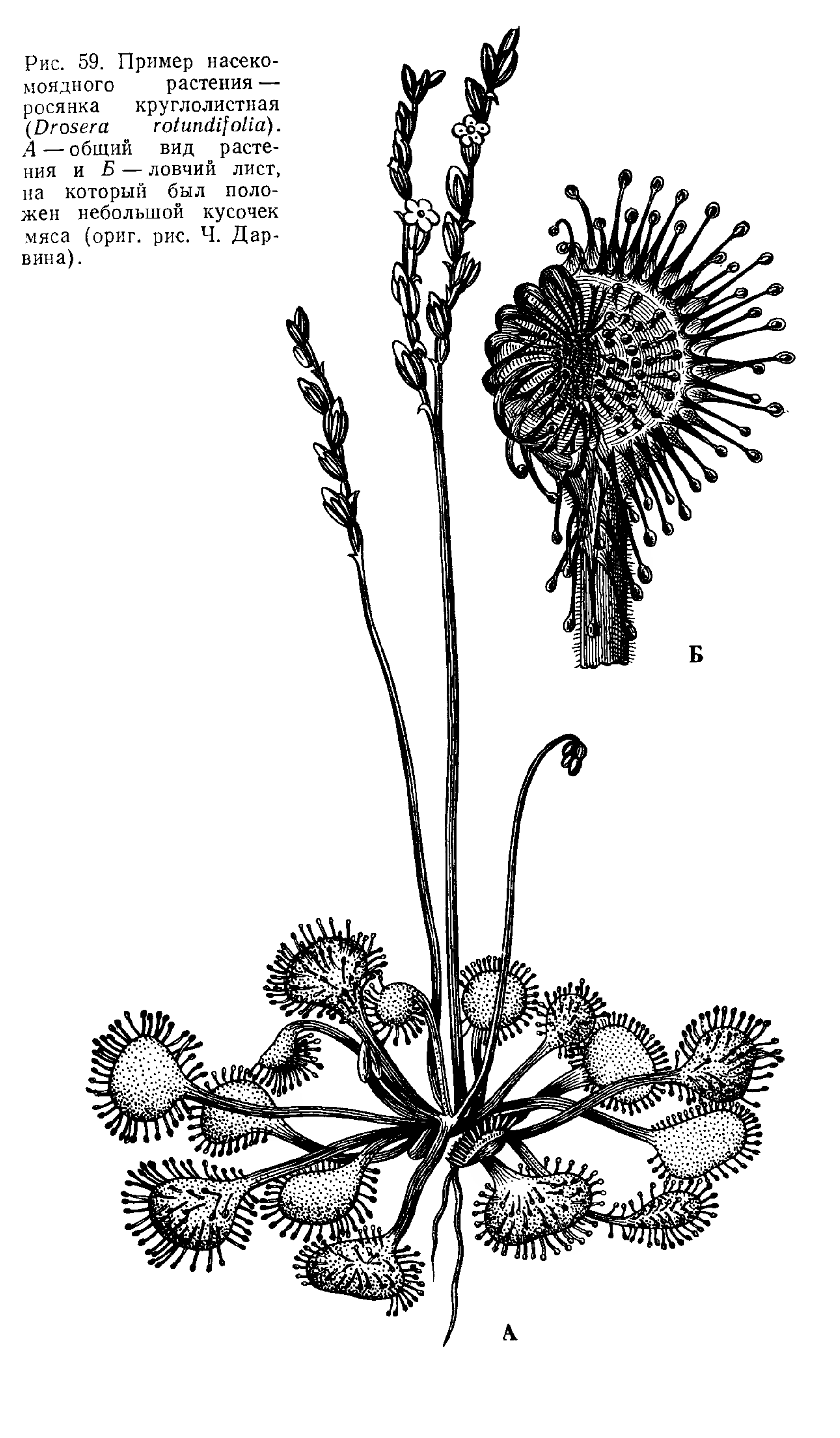


Рис. 59. Пример насекомоядного растения — росянка круглолистная (*Drosera rotundifolia*). *А* — общий вид растения и *Б* — ловчий лист, на который был положен небольшой кусочек мяса (ориг. рис. Ч. Дарвина).

микрию можно сравнить с двумя или более предприятиями, которые для экономии средств пользуются общей рекламой.

Эволюция явлений мимикрии связана с накоплением под контролем естественного отбора мелких удачных мутаций у съедобных видов, которые в конце концов способствовали усилению конвергентного сходства с несъедобным видом в условиях совместного их обитания при бэйтсовской мимикрии, и сходно направленному давлению отбора в случае мюллеровской мимикрии.

Сложные адаптации. В развитии эволюционного учения особое значение имело материалистическое объяснение возникновения некоторых чрезвычайно сложных адаптаций путем накопления мелких наследственных уклонений. Среди таких адаптаций ниже рассматриваются способность к насекомоядности у растений, развитие глаза как органа зрения, возникновение взаимных приспособлений у насекомых и цветковых растений.

Насекомоядность и способность к движению у растений. Хищничество для таких автотрофных организмов, как растения, является исключением, но тем не менее даже среди цветковых встречаются сотни видов насекомоядных растений.

Росянка (*Drosera rotundifolia*) имеет ряд совершенных и эффективных приспособлений для ловли и переваривания насекомых. Листья у нее покрыты чувствительными волосками, у основания которых расположены секреторные клетки, выделяющие липкую и ароматную жидкость. Стоит насекомому сесть на листовую поверхность, как оно прилипает. Пытаясь вырваться, насекомое бьется, вызывает раздражение чувствительных волосков; раздражение передается по пластинке и вызывает ее свертывание (рис. 59). Вслед за этим шаровидные кончики волосков на верхней стороне пластинки выделяют жидкость, богатую ферментом пепсином. Под влиянием фермента насекомое переваривается и растворенные вещества всасываются листовой пластинкой, затем листовая пластинка расправляется и готова вновь схватить насекомых.

Другие насекомоядные растения для ловли насекомых имеют специальные органы — «кувшины» и «капканы». Так, венерина мухоловка (*Dionaea muscipula*) ловит мух движением половинок листа. При этом зазубренные концы правой и левой половинки пластинки заходят друг за друга, образуя своеобразный капкан.

Развитие насекомоядности у растений первоначально было связано, несомненно, с поглощением продуктов распада мертвых организмов, случайно попавших на поверхность какого-либо органа. Разложение мертвых организмов могло происходить под влиянием бактерий или гидролитических ферментов растения. В дальнейшем эти возможности растений не только были усилены, но и дополнены ловлей живых насекомых, привлекаемых ароматом выделений или окраской растения. Отбор на насекомоядность у растений был связан с развитием и усовершенствованием способов ловли насекомых, т. е. с усовершенствованием ловчего аппарата. Несомненно, ловчий аппарат первых насекомоядных в далеком прошлом был чрезвычайно примитивным, совершенство и разнооб-

ıазие ловчих органов растений возникло позже — в процессе естественного отбора все более и более удачных вариантов.

Не менее интересны приспособления растений к разнообразным движениям (тропизмы, лазание и т. п.), впервые с эволюционных позиций проанализированные в специальных работах Ч. Дарвина. Интерес Ч. Дарвина к этому вопросу не случаен. Его критики полагали, что принципом отбора нельзя объяснить, в частности, своеобразные особенности лазающих растений. Подробно рассмотрев формы движения разных растений, Дарвин пришел к выводу, что способность к движениям, присущая многим растениям, у части видов в ходе эволюции была усилена, если подхватывалась естественным отбором. Так, у светолюбивых представителей различных семейств, обитающих в условиях недостатка света в лесу, зарослях трав и кустарников, отбор способствовал усилению первичного свойства к движениям путем закрепления средств для быстрого продвижения и укрепления их облиственных стеблей в выгодных для них режимах освещения. Лазающие растения взбираются к свету, используя в качестве подпорок различные предметы. Для прикрепления к предметам у них формируются усики (см. рис. 15), корни-прицепки, развивается способность обвиваться вокруг других растений и цепляться за них черешками листьев. И возникновение насекомоядности у растений, и возникновение приспособлений лазящих растений — все эти примеры возникновения чрезвычайно сложных адаптаций находят материалистическое объяснение с позиций дарвинского объяснения эволюции, идущей на основе наследственной изменчивости под направляющим влиянием естественного отбора.

Строение органа зрения. Эволюция глаза характеризуется непрерывным рядом постепенных усовершенствований. У части одноклеточных организмов нет восприятия света, у других — на переднем конце тела появляется светочувствительное пятно, насыщенное пигментом.

Эволюция в сторону многоклеточной организации связана с усложнением аппарата восприятия света. Так, уже у планарий (плоские черви) появляются примитивные «глазки»— чашевидные углубления, заполненные пигментом родопсином.

У более высокоорганизованных существ строение глаза еще больше усложняется. У членистоногих появляются глаза фасеточного типа. Отдельно взятая фасетка, хотя и снабжена группой светочувствительных клеток и неподвижной линзой,— не эффективный орган зрения. Разрешающая способность фасетчатого глаза усилена путем увеличения числа фасеток в сотни и тысячи раз. Фасетчатые глаза в целом дают мозаичное изображение предметов по их мельчайшим движениям без конкретизации деталей.

По иному пути пошла эволюция органа зрения в группах, где происходило образование глазного пузыря с жидкостью и подвижного хрусталика — линзы. Эти изменения способствовали собиранию лучей позади линзы и тем самым — повышению чувствительности глаза к свету. Разрешающая способность глаза еще более

усилилась с образованием в нем сетчатки — группы светочувствительных клеток. Среди беспозвоночных такие глаза характерны для головоногих моллюсков (кальмаров и осьминогов; см. рис. 17).

Дальнейшая эволюция привела к еще большему увеличению возможности восприятия глазом световых импульсов. Этому способствовали увеличение кривизны хрусталика, возникновение соответствия между главным фокусным расстоянием и расстоянием от хрусталика до сетчатки, развитие зрачка, глазной мускулатуры, светочувствительных клеток типа колбочек и палочек и т. д.

Следовательно, глаз в своем развитии прошел путь постепенного усовершенствования, накопления полезных уклонений под контролем естественного отбора. Доказательством развития глаз под влиянием естественного отбора служат упрощения строения и даже редукции глаза в условиях, когда в нем нет необходимости (у пещерных животных — троглобионтов, у обитателей мутных потоков и др.). В этих случаях происходит быстрое накопление дезинтегрирующих мутаций, приводящих к разрушению органа зрения (прежде они устранялись стабилизирующей формой отбора).

Это — лишь примеры некоторых адаптаций в живой природе. Общим для них является механизм возникновения адаптации: во всех случаях достаточно подробного анализа мы видим, что приспособление возникает не сразу в готовом виде как нечто данное, а длительно формируется в процессе эволюции посредством отбора особей, имеющих признак в наиболее выраженной форме. Эти и другие аналогичные примеры не дают оснований для сомнения в том, что приспособления любого масштаба всегда возникают в природе в процессе естественного отбора в пределах вида.

После описания нескольких конкретных адаптаций можно более точно сформулировать определение понятия «адаптация», важного для дальнейшей классификации адаптаций.

Понятие «адаптация»

В широком смысле под адаптацией понимается гармония организма со средой его обитания. В узком смысле под адаптацией понимают *специальные морфофизиологические свойства, способные обеспечить выживание и размножение организмов в конкретных условиях среды.*

Из этого ясно, что адаптации являются относительными: адаптация к одному комплексу факторов среды не обязательно останется приспособлением в других условиях.

Для возникновения адаптации необходимо наличие элементарного эволюционного материала — наследственной изменчивости и элементарных эволюционных факторов — прежде всего отбора. Появление в популяции и биогеоценозе нового удачного фенотипа или особей — носителей удачных мутаций — еще нельзя рассматривать как адаптацию.

Появление определенного генотипа является элементарным адаптационным явлением. Точно так же, как появление элементарного эволюционного явления — изменения генотипического состава популяции — еще не есть эволюционный процесс, так и появление элементарного адаптивного явления еще не означает возникновения адаптации. Об адаптации можно говорить лишь после возникновения специализированного признака у популяции (вида) к элементам среды. Достигается это при «подхвате» отбором элементарного адаптационного явления и стойком изменении генотипического состава популяции. В этом случае конкретные полезные уклонения отдельных особей превращаются в норму для популяции в целом.

При формировании адаптаций происходит превращение случайного (элементарного адаптационного явления) в необходимое для популяции и вида формирование признаков и свойств. Комбинативная изменчивость и мутационный процесс основаны на вероятностных процессах. Случайные наследственные изменения в ходе эволюции перерабатываются отбором для создания адаптаций. Приспособления не возникают в готовом виде, а складываются в процессе отбора удачных вариантов из множества изменившихся особей популяции.

В эволюционном смысле понятие «адаптация» должно относиться не столько к отдельной особи, сколько к популяции, виду, биогеоценозу. Конкретные формы проявления адаптаций чрезвычайно многообразны.

Классификация адаптаций

С эволюционной точки зрения важно не простое описание множества различных по содержанию адаптаций, а классификация их по происхождению, принадлежности к разным аспектам среды, масштабу.

Пути происхождения адаптаций. По происхождению адаптации бывают *преадаптивные, комбинативные* и *постадаптивные.* В случае *преадаптации* потенциальные адаптационные явления возникают, опережая существующие условия, и длительное время не дают о себе «знать», как бы «выжидая» подходящего момента. Мутационный процесс и скрещивания приводят к накоплению в популяциях (мобилизационного) скрытого резерва наследственной изменчивости. Часть его в будущем может быть использована для создания новых приспособлений (С. М. Гершензон).

Один из примеров превращения ранее существовавших в скрытом виде в генофонде отдельных мутаций в адаптацию был описан выше применительно к явлению индустриального меланизма (см. гл. 10).

При возникновении адаптаций *комбинативным путем* имеет место взаимодействие новых мутаций друг с другом и с генотипом в целом. Эффект мутаций зависит от той генотипической среды, в

состав которой в будущем они войдут. Скрещивание особей дает самое разнообразное сочетание мутантного аллеля с другими аллелями того же и других генов. Это приводит к изменению эффекта проявления мутации путем взаимодействия генов. При этом может иметь место или усиление (*комплиментация*), или подавление (*эпистаз*) его выражения в фенотипе; кроме того, обычно мутантный аллель под действием многих других генов проявляется градуированно (*полимерия*). Во всех этих случаях создается реальная возможность для быстрой смены одних адаптаций другими. Комбинативный путь формирования адаптаций, видимо, наиболее распространенный в природе.

Постадаптивный путь возникновения адаптаций связан с редукцией ранее развитого признака и переводом определяющих его реализацию генов в рецессивное состояние (или использованием ранее существующего органа в других целях — не тех, что определили его появление посредством соответствующего давления отбора). При переводе генов редуцируемых органов в рецессивное состояние они включаются в скрытый резерв наследственной изменчивости. Эти гены сохраняются в генофонде популяций и время от времени могут проявляться фенотипически (например, атавизмы). В случае установления отбором положительной связи между такими генами и новыми условиями среды они могут дать начало развитию новых признаков и свойств.

Адаптация к разной среде. По принадлежности к аспектам среды адаптации бывают различными. Любой результат естественного отбора связан с тем или иным изменением биотической среды, которая может быть подразделена на *генотипическую* (онтогенетическую), *популяционно-видовую* и *биоценотическую*. Подразделения среды отличаются и специфическими адаптациями.

Для *генотипической* (онтогенетической) *среды* характерна целостность генотипа особи и взаимодействие генов между собой. Целостность генотипа определяет особенности доминирования генов и развитие коадаптаций. *Коадаптации* — взаимные приспособления (согласованность действия и развития органов одной особи друг к другу), играющие важную роль в онтогенезе. Например, лопатка и тазовая кость подвижно сочленены с головкой плечевой и бедренной костей. Кости, подвижно прикрепленные друг к другу, имеют взаимные приспособления для обеспечения нормальной работы. В основе коадаптации лежат различные корреляции, которые и регулируют онтогенетические дифференцировки (см. гл. 15).

Популяционно-видовая среда проявляется во взаимодействии особей в пределах популяций и вида в целом. Популяционной среде соответствуют надорганизменные, популяционно-видовые адаптации и корреляции, не присущие генотипической (онтогенетической) среде. К популяционно-видовым адаптациям относятся: половой процесс, гетерозиготность, мобилизационный резерв наследственной изменчивости, определенная плотность популяций и т. д. Для обозначения ряда специальных внутривидовых адаптаций существует термин — конгруэнции (С. Северцов). *Конгруэн-*

ции — взаимоприспособления особей, возникающие в результате внутривидовых отношений. Конгруэнции выражаются в соответствии строения и функции органов матери и детеныша, аппаратов, размножения самцов и самок, в наличии приспособлений для отыскания особей противоположного пола, системы сигнализации и разделения труда между особями в стадах, колониях, семьях и т. д.

Роль видовых адаптаций видна в усилении зависимости между сроками размножения и продолжительности жизни особей, между плодовитостью особи и численностью популяции. По этим показателям виды примитивных и высокоорганизованных существ резко отличаются друг от друга (К. М. Завадский). С появлением заботы о потомстве уменьшается плодовитость особей, но возрастает выживаемость потомков. Например, у жабы-повитухи (*Alytes obstetricans*) хорошо развит инстинкт заботы о потомстве; самец несет икряную нить на ногах; самки откладывают в среднем около 100 икринок. У большинства других видов бесхвостых амфибий нет подобной заботы о потомстве и самка выметывает тысячи икринок. Нередко видовые адаптации могут не совпадать с индивидуальными (онтогенетическими). Так, старение и гибель особей, ограниченная продолжительность жизни — видовые адаптации, ведущие к гибели конкретных особей.

Только как адаптации надонтогенетического ранга могло развиться поведение у животных. Дивергенция животных часто связана с возникновением адаптаций в «языке», пении, повадках и т. п. Одним из доказательств приспособительного значения поведения служат отношения, складывающиеся в семьях, стадах и других внутрипопуляционных группах.

Биоценотическая среда складывается как результат взаимодействия разных видов в биоценозе на фоне абиотических факторов среды. Биогеоценотической среде соответствуют межвидовые адаптации, выработанные в результате сопряженной эволюции видов в биогеоценозах: хищник-жертва, энтомофильные растения и насекомые, симбиотические виды, паразит-хозяин и т. д.

Строго разграничить генотипические, популяционные и биоценотические адаптации практически трудно. Адаптации, относящиеся к одной из сред, «срабатывают» и на других средах; все адаптации подчиняются принципу мультифункциональности (см. гл. 14). Это и понятно, так как разные эволюционные среды (генотипическая, популяционная и биогеоценотическая) тесно и неразрывно связаны между собой: особи существуют только в популяциях, популяции населяют конкретные ценозы. Видовой состав биоценоза, определяя характер межвидовых отношений, оказывает влияние и на генотипическую и на популяционную среды. Действие естественного отбора на популяции приводит к изменениям и в биоценотической среде, меняя характер межвидовых отношений.

Масштаб адаптации. По масштабу адаптации делятся на *специализированные* — пригодные в узколокальных условиях жизни вида (например, строение языка у муравьедов в связи с питанием муравья-

ми, приспособления хамелеона к древесному образу жизни и т. п. и *общие* — пригодные в широком спектре условий среды и характерные для больших таксонов. К последней группе относятся изменения в кровеносной, дыхательной и нервной системах у позвоночных, семенное размножение и редукция гаметофита у высших растений и др. Первоначально общие адаптации возникают как специализированные, они «выводят» определенные виды на путь широкой адаптивной радиации, на путь арогенеза (см. гл. 13—15). Перспективные общие адаптации обычно затрагивают не одну, а многие системы органов.

Существуют и другие подходы к классификации адаптации. Так, по характеру изменений адаптации бывают связаны с *усложнением* или *упрощением* морфофизиологической организации. Например, паразитизм обычно ведет к упрощению и редукции ряда органов. В то же время переход к активному образу жизни связан с развитием и дифференциацией ряда важных органов нападения и защиты. Адаптации, связанные с выработкой социального, общественного образа жизни у высших беспозвоночных и позвоночных,— более сложные приобретения, чем адаптации микроорганизмов и растений.

Подобно тому, как адаптации различаются по эволюционному масштабу, адаптации могут отличаться и по онтогенетическому масштабу (длительность сохранения в онтогенезе). Одни адаптации в онтогенезе особи имеют кратковременное значение, другие — сохраняются на более длительный срок. Одни адаптации ограничиваются зародышевыми стадиями развития (см. гл. 15), другие — носят повторяющийся характер (сезонные изменения в окраске у животных и растений, различного рода модификаций и т. п.), третьи имеют постоянное значение в жизни особи (строение жизненно важных систем и органов). Изучение адаптаций, отличающихся по приуроченности к разным этапам онтогенеза, важно для понимания эволюции онтогенеза.

«Проблема органической целесообразности»

Вопрос о соответствии живых организмов условиям их существования (гармония организма и среды — «органическая целесообразность») давно интересует философов и биологов. Аристотель, поставив вопрос «ради чего создан орган?», пытался ответить на него опираясь на принцип «causa finalis» («конечной цели»); он усматривал наличие в природе некой «цели», которой подчиняются все проявления жизни. Такой *телеологический* («телеос» — достигший цели) подход к явлениям живой природы в додарвиновский, метафизический период развития биологии был господствующим. Натуралисты и натурфилософы разных эпох (Гарвей, Рей, Сваммердам, Боннэ, Линней и др.) посвящали исследования раскрытию результатов «конечной цели».

Телеология долго удерживала свои позиции в биологии и была тесно связана с *теологией* («теос» — бог). Основная суть телеологии, как указывал Ф. Энгельс, сводилась к признанию «целесообразности установленных порядков». Считалось, например, что кошки созданы для того, чтобы пожирать мышей, а мыши, чтобы быть пожираемыми кошками. Многие прогрессивные мыслители, будучи не в силах научно опровергнуть такое объяснение, стали на путь отрицания объективного характера целесообразности в живой природе (например, Ф. Вольтер, Г. Гейне).

Биологическая целесообразность — совокупность особенностей в строении биологических систем (особь, вид, биогеоценоз), сложившихся исторически и являющихся адаптациями и к ныне существующим условиям. Целесообразность проявляется не только в *приспособленности* особи, вида, биогеоценоза, но и в *приспособляемости.*

Приспособляемостью называется способность организмов вырабатывать новые приспособления в новых условиях. Приспособляемость на любом уровне организации живого основана первично на работе микроэволюционных механизмов взаимодействия элементарного эволюционного материала с элементарными эволюционными факторами (см. гл. 7—10), при определяющем действии естественного отбора. Следовательно, целесообразность — не изначальное свойство живых организмов, а сложившееся исторически под контролем отбора в ходе развития популяций и видов. *Целесообразность* в целом, как и любые конкретные адаптации (морфологические, физиолого-биохимические и др.), *всегда относительна.*

Совершенство всякого приспособления определяется внешней средой, а поэтому *приспособление всегда относительно.* Приспособленное к одним условиям, к одному уровню организации, оно перестает быть таковым в других условиях, на других уровнях. Панцирь наземных черепах — надежная защита от многих врагов, но не эффективен против хищных птиц, которые в когтях поднимают их в воздух и сбрасывают на землю. Разбитая черепаха — добыча хищных птиц.

В разных условиях степень совершенства конкретных приспособлений всегда оказывается различной. В этом проявляется отсутствие «стремления» к совершенству, приписывающегося природе некоторыми ранними эволюционными гипотезами. Приспособление в конкретных условиях всегда достигает лишь той степени, которая *достаточна* сравнительно с приспособлениями конкурирующих форм. Относительность приспособлений выступает не только в пространстве, но и во времени; последнее доказывается фактами вымирания многочисленных органических форм в прошлые эпохи развития биосферы Земли (см. гл. 3).

В качестве иных, недарвинских механизмов возникновения целесообразности в отечественной литературе конца 1940 — начала 1950 гг. выдвигались гипотезы «адекватно приспособительного изменения», «прямого приспособления», «переделки природы путем ассимиляции условий». Эти гипотезы адекватного ответа организ-

ма на воздействие внешних условий давно известны в науке и идут от взглядов Ж. Ламарка. В качестве одной из предпосылок своей концепции эволюции Ламарк выдвигал принцип, позднее получивший название «наследования благоприобретаемых свойств». Некоторое распространение гипотезы «наследования благоприобретаемых свойств», возможно, объясняется кажущейся логической неизбежностью принятия ее для объяснения процесса органической эволюции. «Или существует наследование приобретенных признаков или нет эволюции»,— заявлял известный английский философ и натуралист конца XIX в. Г. Спенсер. Однако весь опыт современной биологии подтверждает, что не «наследование приобретаемых свойств», а *приобретение наследственных свойств* (мутационная изменчивость под контролем отбора) *необходимо и достаточно для объяснения адаптивного преобразования живых систем и возникновения биологической целесообразности.*

Современная теория эволюции показывает, что вне приспособления в живой природе не существует никакой структуры, никакой внутренней целесообразности в строении как отдельных организмов, так и целых видов. Видимость ее создается в результате миллионов поколений естественным отбором, беспрерывно формирующим и поддерживающим самые разнообразные приспособления, начиная с субклеточного и до биогеоценотического уровня. Только потому, что условия, с которыми сегодня встречается организм, встречались в истории вида великое множество раз, в результате отбора оказалась выработанной та или иная приспособительная реакция. Стоит организмам попасть в условия, которые ранее не встречались в эволюции вида, как целесообразность реакции исчезает (например, под влиянием сильных доз радиации, химических мутагенов и т. п.).

Итак, современная теория эволюции в корне подрывает телеологическое мировоззрение, заменяя «конечную причину» («causa finalis» метафизики) причиной естественной, деятельной («causa efficientis»). Биологическая гармония, совершенство и приспособленность, обнаруживаемая в органическом мире, не привнесена свыше и не может быть поэтому доказательством существования высшего духа; она — результат естественного материального процесса эволюционного развития.

К. Маркс рассматривал разрешение проблемы органической целесообразности как важнейшую заслугу эволюционной теории. Этим, по его словам, был **«нанесен смертельный удар «телеологии» в** естествознании...»[1].

Всякое, самое сложное и тонкое приспособление в живой природе возникает в процессе эволюции путем отбора в цепи поколений организмов и исторически развивается через устранение организмов — носителей неприспособленных вариантов строения в данных условиях существования. Приспособление — не результат

---

[1] Маркс К. и Энгельс Ф. Соч. Т. 30, с. 475.

внутренней способности» организмов изменяться в соответствии с условиями среды, а результат процесса отбора, устраняющего неприспособленных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эволюционные изменения — будь то образование новых популяций и видов, появление или редукции органов, усложнение или упрощение организации — по существу, лишь разные стороны развития адаптаций. Этим определяется место и значение проблемы адаптаций в эволюционном учении. Теория эволюции, объяснив формирование адаптаций естественноисторическим принципом отбора, изгнала телеологию из биологии. Целесообразность живой природы складывается в результате исторического развития видов в определенных условиях, поэтому она всегда относительна и преходяща.

ГЛАВА 12 ВИД И ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Микроэволюционные процессы, протекающие в популяциях, могут приводить к возникновению новых видов. *Появление нового вида — центральный и важнейший этап эволюции живого на Земле.* С появлением нового вида исчезает возможность нивелировки, сглаживания различий, достигнутых в процессе микроэволюции отдельными популяциями или группами популяций. Прекращение нивелировок путем устранения скрещиваний и определяет возможность возникновения того многообразия органических форм, которые наблюдаются в живой природе.

Представление о виде, как о качественно своеобразном и основном этапе эволюционного процесса, возникло не сразу. Работы Д. Рея (1686) и, особенно, К. Линнея (1751—1762) показали, что вид — основная единица в органическом мире, универсальная форма существования жизни. Границы между видами казались естествоиспытателям незыблемыми и постоянными. Ч. Дарвин, не отрицая реальности вида, развил представления о неустойчивости и динамичности видовых границ. Это совершенно правильное представление о неустойчивости видовых границ во времени и возможности изменения видов, не обоснованное достаточным знанием

генетической структуры вида, впоследствии приводило некоторых исследователей к отрицанию реальности самого вида в природе.

Реальность вида как биологической структуры не нарушается вскрытыми в XX в. большой внутренней сложностью и неоднородностью вида как системы. Вид может включать весьма различные по строению и образу жизни формы (подвиды, группы популяций), хотя представители таких форм время от времени могут скрещиваться и давать потомство. Такое понимание вида способствовало развитию концепции *политипического вида,* в которой вид рассматривается как сложная и изменчивая в деталях целостная система. Особи одного вида имеют общий генофонд и защищены от проникновения генов другого вида барьером изоляции. Концепция политипического вида пришла на смену устаревшей концепции типологического вида, основанной на признании в качестве главного критерия вида морфологического сходства в строении особей. В настоящее время эти концепции скорее диалектически дополняют друг друга. Более того, в наше время соединялись воедино, казалось бы, противоречивые точки зрения на вид как основную структурную единицу органического мира и вид как сложную, многоликую и трудно установимую в природе динамическую систему.

Основные свойства видов

Говоря об основных свойствах вида, прежде всего имеются в виду различные критерии, применяемые при выделении видов в природе, особенности строения вида как системы — структура вида — и, наконец, характер внутривидовых отношений, в которых находятся составные части каждого вида — особи и популяции.

При сравнении видов в разных, достаточно хорошо изученных группах организмов бросаются в глаза их различия. В одном случае виды внутри одного рода будут резко отличаться морфологически, в другом — только особенностями географического распространения, в третьем — лишь особенностями поведения. Возникает вопрос: какие же критерии можно применить для выделения вида?

Морфологические различия. Одни близкие виды отличаются морфологически очень заметно, другие — совершенно неуловимо. Примеров первого рода очень много. Интересны, ставшие широко известными в последние десятилетия, многочисленные случаи глубокого морфологического сходства совершенно различных видов. Рассмотрим лишь несколько характерных примеров.

При экспериментально-генетическом исследовании была обнаружена полная репродуктивная самостоятельность двух рас (подвидов) одного из видов дрозофил (*Dr. pseudoobscura*) в Северной Америке. Тщательные последующие исследования позволили сделать неопровержимый вывод, что это совершенно различные виды: *Dr. pseudoobscura* и *Dr. persimilis*. Эти виды различаются между

:ооой, как было впоследствии выяснено, лишь числом зубчиков на половых гребешках гениталий у самцов, формой слюнных желез и несколько разными относительными размерами крыльев. Выяснилось также, что эти виды имеют и несколько отличные экологические характеристики: один из них распространен в более северных (или на больших высотах в горных областях) районах и предпочитает более низкие температуры. Определились и некоторые физиологические различия: так, особи одного из видов достигают половой зрелости через 32—36 ч. после вылупления из куколок, а второго вида — через 44—48 ч; различаются они и ритмом суточной активности, реакцией на свет и т. д.

Другой известный пример относится к комплексу видов-двойников, прежде объединяемых под названием «малярийный комар» (*Anofeles maculipennis*). Наблюдения показали, что он встречается и в тех районах Европы, где малярии никогда не было, кроме того, в одних частях он предпочитает кормиться на человеке, а в других — исключительно на домашних животных; в одних районах он размножается в солоноватой воде, в других — только в пресной и т. д. Изучение показало, что существует не один, а шесть видов-двойников. Внешне они почти неразличимы, известные пока различия касаются особенностей структуры яиц, числа и ветвистости волосков на конечностях личинок.

В настоящее время число описанных видов-двойников, т. е. видов с очень малой степенью морфологических различий, непрерывно увеличивается во всех группах. Например, более 50% видов североамериканских светляков было определено благодаря изучению издаваемых ими звуков (практически при полном внешнем сходстве). Виды-двойники в большом числе известны для многих групп птиц, амфибий, рептилий, даже млекопитающих. В СССР в результате специальных исследований удалось выявить ряд видов-двойников среди мелких грызунов. Доказательства самостоятельности этих видов дают резко различные, совершенно несовместимые при скрещивании, генотипы. Морфологические же различия настолько ничтожны, что даже на больших сериях особей не улавливаются обычными приемами таксономического анализа. Мелкие морфологические и физиологические признаки отличий у видов-двойников обязательно должны быть, но найти эти признаки всегда не просто.

Итак, степень морфологических различий между видами не может служить надежным критерием их видовой самостоятельности: иногда заведомо различные виды практически не отличимы по морфологическим признакам.

Физиолого-биохимические различия между близкими видами обычно меньше, чем между видами филогенетически более далекими. Хорошо известно, что синтез определенных высокомолекулярных органических веществ оказывается свойствен определенным группам видов. Так, например, бобовые выделяются способностью накоплять азотистые вещества; способность образовывать и накоплять алкалоиды характерна видам растений из

семейств пасленовых и сложноцветных среди двудольных и видам семейств лилейных и орхидных среди однодольных. В то же время к этому не способны злаки, а также такие древнейшие растения, как мхи и папоротники.

Развитие молекулярной биологии в последние десятилетия позволило изучить строение ряда пигментов крови у животных. При этом оказалось возможным установить тонкое строение молекул гемоглобина и других пигментов и выяснить большое сходство в этих структурах у систематически близких видов. Этот же вывод оказался справедлив и для многих других изученных высокомолекулярных структур у животных. Например, такой белок, как инсулин, обнаружен только у хордовых животных. По последовательности расположения в молекуле инсулина аминокислот все изученные виды млекопитающих очень сходны и различия касаются лишь небольшого участка молекулы. Аналогичные результаты получены в самые последние годы при сравнении строения ДНК разных видов животных методом молекулярной «гибридизации» (см. гл. 2). Казалось бы, все эти (и многие другие аналогичные) факты позволяют считать физиолого-биохимический критерий одним из наиболее существенных и надежных при разграничении видов.

Однако такой вывод неоправдан, так как существует весьма значительная внутривидовая изменчивость практически всех физиолого-биохимических показателей, начиная от теплоустойчивости тканей, характерных для данного вида, до последовательности аминокислот и даже последовательности отдельных участков ДНК. Одним из примеров такой внутривидовой изменчивости биохимических показателей является резко повышенное выделение мочевой кислоты в мочу только у одной из пород собак (такое выделение мочевой кислоты, а не аллантоина характерно среди млекопитающих лишь для высших приматов). Из этого примера видно, что биохимический признак, свойственный подотряду, может оказаться нехарактерным для группы популяций одного из видов, входящих в этот подотряд. Известно также, что биосинтез одних и тех же аминокислот (например, гистидина, аргинина) может осуществляться одинаковыми путями у столь далеких организмов, как *Esherichia coli* и *Neurospora,* а синтез другой аминокислоты (лизина) может осуществляться весьма различными путями даже среди очень близких видов животных.

Итак, степень физиолого-биохимических различий между видами также не может служить надежным критерием их видовой самостоятельности. Даже далекие виды могут быть очень сходны по существенным биохимико-физиологическим признакам, в то время как близкие виды (и даже группы популяций внутри одного вида) могут различаться по этим признакам.

Географические различия между видами основаны на относительной самостоятельности ареала каждого вида. Несомненно, что размер ареала, его форма, расположение в биосфере — важные видовые признаки. Для каждого вида свойственны свои границы

пригодных для жизни условий, своя история возникновения (определяющая в значительной степени очертания и размер ареала), свои специфические взаимодействия с видами-конкурентами и т. д. Поэтому любая характеристика вида будет неполной без указания на специфические особенности его ареала.

Однако существуют причины, по которым географический критерий не может считаться достаточно универсальным для характеристики видов в природе. Во-первых, существует множество видов с практически совпадающими ареалами. Например, ареал кедрового стланника (*Pinus pimula*) совпадает с ареалами березы Миддендорфа (*Betula middendorfi*), даурской лиственницы (*Larix daurica*) и душистого тополя (*Populus suaveolens*). Эти виды тесно связаны биогеоценотически, входят в состав одних и тех же растительных сообществ, и их историческое развитие шло, видимо, параллельно, отражая общность исторических условий формирования определенных природных зон. Во-вторых, для видов-космополитов, ареал которых охватывает огромные пространства в биосфере Земли (в океане, например, дельфин косатка — *Orcinus orca*; на суше — некоторые виды рода Дрозофил), характеристика ареала как видового признака также теряет смысл. В-третьих, определенность ареала отсутствует у некоторых быстрорасселяющихся видов, поскольку очертания ареала у них изменяются очень быстро и непредсказуемо (в последние столетия часто в связи с антропогенными изменениями ландшафтов или вселениями, как, например, для домовой мухи, городского воробья, многих видов сорных растений и т. д.).

Итак, и географический критерий не может служить каким-либо универсальным «видовым» признаком.

В целом можно сказать, что, видимо, никаких специфических «видовых» признаков не существует: ни морфологических, ни биохимических, ни физиологических, ни географических. В каждом конкретном случае отдельные признаки (или комплексы признаков), конечно, всегда могут характеризовать тот или иной вид, но они не могут быть универсальными признаками вида как главного качественного этапа эволюционного процесса.

Генетическое единство — главный критерий вида. Возникает вопрос, а есть ли такой критерий вообще. Такой критерий есть, и он характеризует вид и как всеобщую форму существования жизни на нашей планете, и как качественный этап эволюционного процесса. Этот *основной критерий вида в эволюции заключается в генетическом единстве вида и его полной в природных условиях изоляции от других видов.* С одной стороны, единство вида как динамической системы в эволюции основано на возможности нивелировок различий, возникающих в разных популяциях путем скрещивания. Как бы ни были изолированы отдельные популяции и подвиды, поток генетической информации всегда существует между ними. Даже миграции отдельных особей из одной популяции в другую, из зоны обитания одного подвида в зону обитания другого, повторяясь на протяжении сотен и тысяч поколений,

создают поток генов, достаточный для поддержания видового единства, для обеспечения интеграции относительно изолированных генофондов отдельных популяций.

С другой стороны, единство вида в эволюции и его специфическая эволюционная «судьба» основаны на определении, что только этому виду свойственно место в биогеоценозах. В природе нет двух видов с совершенно одинаковыми адаптациями; это разнообразие адаптаций определяет уникальность каждого вида и формирование им совершенно определенных *экологических ниш*[1].

Итак, можно сделать вывод, что принципиальный, основной видовой критерий все же существует. Это — генетическое единство вида — существование вида как единой интегрированной в процессе эволюции генетической системы. Любой вид представляет собой репродуктивно изолированный генофонд. Эта интегрированная система всегда занимает в биосфере совершенно определенное, присущее только данному виду место.

Формулировка понятия «вид»

Как это часто бывает, наиболее обычным и широкораспространенным феноменам в природе трудно дать точное и строгое определение. Отчасти такое положение связано с подвижностью и расплывчатостью границ всякого явления (особенно в органической природе), отчасти же с внутренней диалектической противоречивостью любого естественного феномена. Разнообразие видов в природе столь велико, а наши знания в области изучения этого разнообразия столь малы, что в настоящее время нельзя говорить о строгом определении понятия «вид» и приходится удовлетворяться лишь более или менее четкой формулировкой этого понятия.

Вид — существеннейший, качественный этап процесса эволюции. Это фундаментальное положение вида в природе определяется его «самостоятельностью»: возникновение нового вида означает прекращение нивелировок путем скрещивания между особями из разных частей видового населения, означает возникновение нового природного явления со своей эволюционной «судьбой».

Понятию «вид» можно дать такую развернутую формулировку.

Вид — это совокупность особей, обладающих общими морфофизиологическими признаками и занимающих общий (сплошной или частично разорванный) *ареал, объединенных возможностью*

---

[1] Не надо понимать экологическую нишу как какое-то пустое пространство, которое может занимать тот или иной вид. Экологическая ниша — это как бы «профессия» данного вида, она возникает и исчезает одновременно с возникновением и исчезновением вида. Вне вида экологическая ниша не может существовать. Вне вида могут существовать большие *адаптивные зоны* (зона пустынь, лесов, литораль и т. д.), делающие возможным формирование соответствующих экологических ниш в результате развития тех или иных специальных приспособлений у конкретных видов.

крещивания друг с другом; в природных условиях виды отделены друг от друга практически полной биологической изоляцией (нескрещиваемостью).

Данная формулировка требует дополнений. Любой вид представляет также *систему генотипов, формирующих совокупность экологических ниш в соответствующих биогеоценозах.* Эта система генотипов обладает *общей эволюционной судьбой,* определяемой возможностью скрещивания и внутривидовой конкуренции и в этом смысле не зависящей от эволюционной судьбы других видов. Наконец, большинство видов *политипично,* т. е. представлены группами разнообразных по многим признакам особей (иногда эти группы достигают ранга подвидов).

Формулировка понятия «вид» трудно применима практически: лишь ничтожная часть видов живых организмов в настоящее время изучена настолько полно, чтобы при их описании удовлетворить всем приведенным требованиям. Практически же виды в природе могут различаться либо морфологическими, либо физиологическими, либо экологическими признаками, либо географическим распространением. Теоретически *важнейшим признаком вида является его полная изоляция в природных условиях, обусловливающая независимость его эволюционной судьбы.*

В строгой форме формулировка понятия «вид» приложима лишь к половым, перекрестнооплодотворяющимся формам, поскольку именно критерий скрещиваемости является существеннейшим; к агамным, облигатно-партеногенетическим и самооплодотворяющимся формам данная формулировка полностью не приложима. У таких организмов понятием, эквивалентным виду у половых, перекрестнооплодотворяющихся форм считают *систему близких биотипов*[1], *населяющих определенное пространство и связанных общностью эволюционной судьбы.* При этом следует помнить, что агамное размножение, партеногенез и самооплодотворение, видимо, представляют вторичное явление у специализированных в этом отношении групп организмов и, по-видимому, никогда не являются абсолютно облигатными (даже для цианей и ряда бактерий первичность и облигатность агамии нельзя считать доказанной). Подавляющее же большинство организмов являются двуполыми, перекрестнооплодотворяющимися формами.

Другие принципиальные затруднения возникают при использовании понятия «вид» в палеонтологии. В палеонтологическом материале исследователь всегда имеет дело с распределением разных форм не только в пространстве (как в неонтологии), но и во времени. Это лишает смысла критерий непосредственного, «кровного», родства. Как известно, в палеонтологии при разграничении форм используются лишь морфологические и реконструкционно-биологические (остатки жизнедеятельности, следы, капролиты и др.) критерии. Разграничение форм видового ранга в па-

---

[1] «Биотип» в данном случае — группа фенотипически сходных особей, обладающих близкородственным генотипом и занимающих общий микроареал.

леонтологии оказывается возможным пока лишь во временных последовательных сериях материала с заметными морфологическими изменениями. Поэтому в строгой форме понятие «вид» неприменимо в палеонтологии. Для обозначения отрезка филогенетического ствола, эквивалентного виду в палеонтологии, сейчас все шире используется понятие *фратрии* (филума).

Несмотря на определенные сложности, связанные с применением формулировки понятия «вид», к агамным, облигатно-партеногенетическим и самооплодотворяющимся формам и в палеонтологии, эта формулировка применима к огромному большинству существующих ныне видов организмов, определяющих облик биосферы.

Видообразование — результат микроэволюции

Население каждого вида и занимаемый им ареал представляют сложную мозаику популяций с разной численностью особей, в разной степени изолированных друг от друга и населяющих сходные или различные по физико-географическим и биоценотическим условиям пространства. Популяции всегда представляют динамические системы, в которых с течением времени может не только меняться степень давления этих факторов, но и сменяться преимущественное давление того или иного из них.

Под влиянием давления различных элементарных эволюционных факторов внутри видового ареала то в одной, то в другой популяции могут возникать элементарные эволюционные явления — устойчивые изменения генотипического состава популяций. Некоторые из возникших элементарных эволюционных явлений могут в дальнейшем углубляться. При более сильной изоляции такие эволюционные явления могут накапливаться в популяциях, определяя возникновение все большего и большего числа различий. Возникновение различий между популяциями (чаще — различий между большими группами популяций) может приводить в конце концов к образованию внутривидовых форм — подвидов.

Подвид — это группа популяций данного вида, морфофизиологически отличающаяся[1] *от всех других групп популяций внутри вида.*

Признаки, отличающие подвиды, могут быть самыми разнообразными: от особенностей строения и внешнего вида до особенностей физиологии или поведения животных. Все эти признаки формируются на основе действия элементарных эволюционных факторов, под ведущим влиянием естественного отбора. На рис. 60 показано распространение подвидов обыкновенной белки (*Sciurus vulgaris*) на территории Евразии. Каждый из подвидов, выделяе-

[1] Формально, по правилам систематики, подвид описывается в том случае, если не менее 75% особей данной группы отличаются какими-либо характерными признаками.

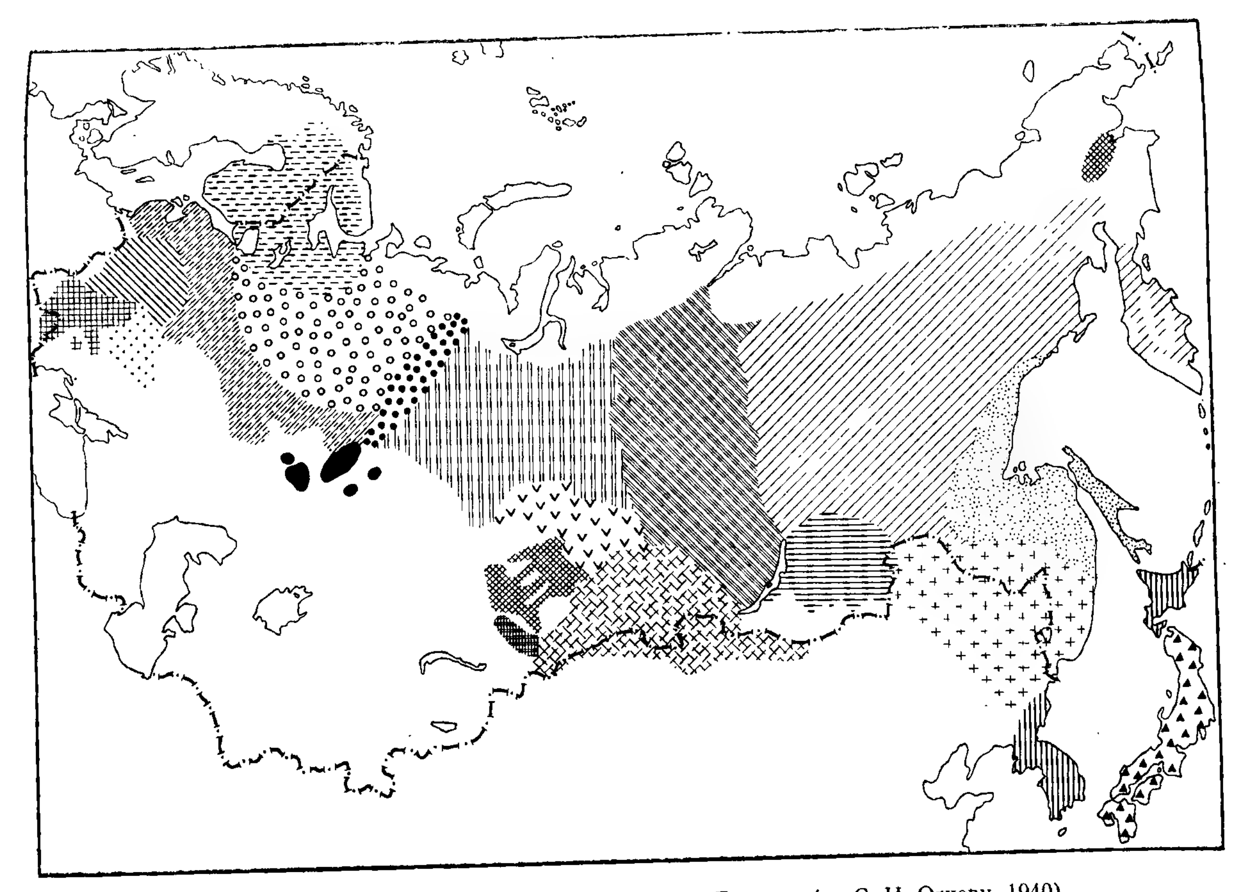


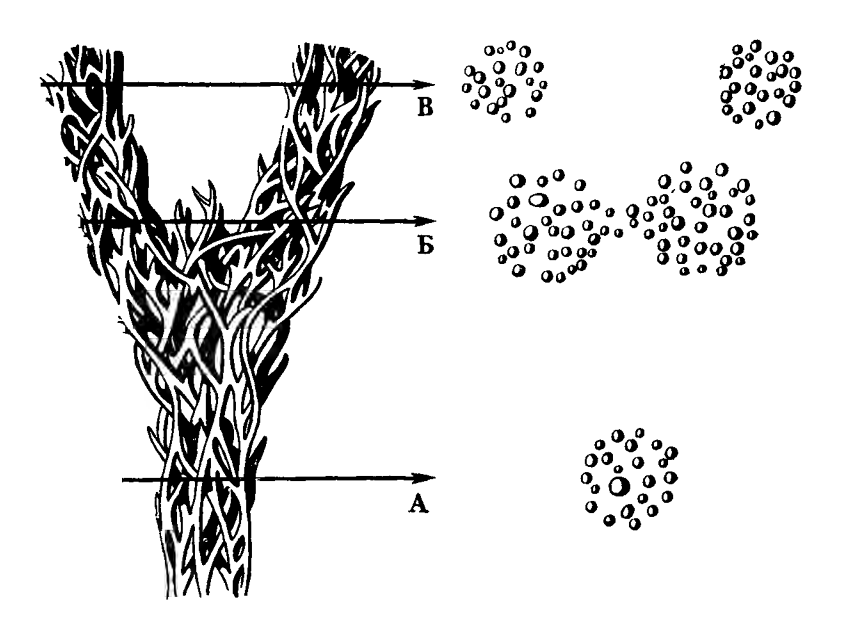
Рис. 60. Распространение подвидов белки (*Sciurus vulgaris*) в Евразии (по С. И. Огневу, 1940)

мых по комплексам признаков, связанных с размерами и пропорциями тела, окраской мехового покрова и другими особенностями, отделен от других подвидов изоляционными барьерами. Обычно эти границы совпадают с границами физико-географических зон; внутри каждой из таких зон направление естественного отбора, формирующее подвидовые особенности, в основном сходно. Конечно, в каждой из многочисленных популяций, входящих в любой из выделенных подвидов, есть и свои, свойственные только данной популяции направления и давления элементарных эволюционных факторов. Однако они недостаточно велики и постоянны, чтобы привести к формированию стойких отличий данной популяции от остального населения вида.

Иногда в природе встречается иная ситуация: лишь в части популяций данного вида образовалось достаточно различий, чтобы признать эту группу популяций в качестве отдельного подвида. В этом случае все остальное население данного вида не разделяется на подвиды. Возможны случаи, когда наряду с одним-двумя огромными подвидами выделяется большое число очень мелких, но достаточно морфофизиологически дифференцированных подвидов; обычно такие мелкие подвиды встречаются по периферии видового ареала.

Итак, в результате процессов микроэволюции отдельные популяции или их группы, находящиеся под влиянием специфических условий и в достаточной степени изолированные от других частей населения вида, могут приобрести высокую степень морфофизиологической самостоятельности. Между подвидами внутри вида возможен обмен особями, хотя он и происходит реже, чем обмен особями между популяциями внутри каждого из подвидов. Пока особи из разных популяций внутри вида хоть изредка могут скрещиваться друг с другом в природе и давать плодовитое потомство (т. е. пока существует поток генетической информации между разными популяциями внутри вида) вид остается единым как сложная интегрированная система. Однако в результате возникновения сильного давления изоляции этот поток генетической информации может прерваться, тогда оказавшиеся в изоляции части видового населения, накопив изменения под влиянием всегда действующих эволюционных факторов, могут перестать скрещиваться при последующих встречах.

Возникновение такой изоляции между разными частями видового населения означает разделение одного вида на два — процесс видообразования. Схематично этот процесс изображен на рис. 61. Итак, *видообразование — это разделение (во времени и пространстве) прежде единого вида на два или несколько.* Другими словами, видообразование — это превращение генетически открытых систем (какими являются по отношению друг к другу популяции и их группы внутри вида) в генетически закрытые системы. Видообразование происходит в результате постоянных внутри вида процессов микроэволюции.



...ема видообразования. Каждая отдельная веточка представляет
... А — уровень исходного единого вида; *Б* — момент незавершен-
...еления видов; *В* — два новых вида (по Ф. Добржанскому, 1957)

Примеры видообразования

...тоящее время изучены различные пути возникновения новых ...ов в процессе микроэволюции. Для уяснения их рассмотрим ...оторые характерные примеры.

...идообразование в цепи подвидов больших чаек. По побережь-...м Балтийского и Северного морей живут, не скрещиваясь, два ...ида крупных чаек — серебристая чайка (*Larus argentatus*) и клу-...па (*L. fuscus*). Эти два совершенно самостоятельных вида объеди-...няются друг с другом через непрерывную цепь подвидов, охваты-...вающих Северную Евразию, с одной стороны, и Гренландию и ...еверную Америку — с другой (рис. 62). Несколько сотен тысяч ...ет тому назад в районе современного Берингова пролива обитала ...редковая форма этих чаек. На протяжении следующих сотен ...ысяч лет эти чайки, биологически связанные либо с побережьями ...орей, либо с крупными внутриконтинентальными водоемами, на-...чали распространяться на восток и запад, образовав к нашему ...времени две непрерывные цепи подвидов. Особи всех соседних ...одвидов скрещиваются в природе и дают плодовитое потомство.

...районе же Северного и Балтийского морей произошла встреча ...онечных звеньев восточной и западной цепи подвидов. Накоплен-...ные в процессе микроэволюции отдельных подвидов различия в

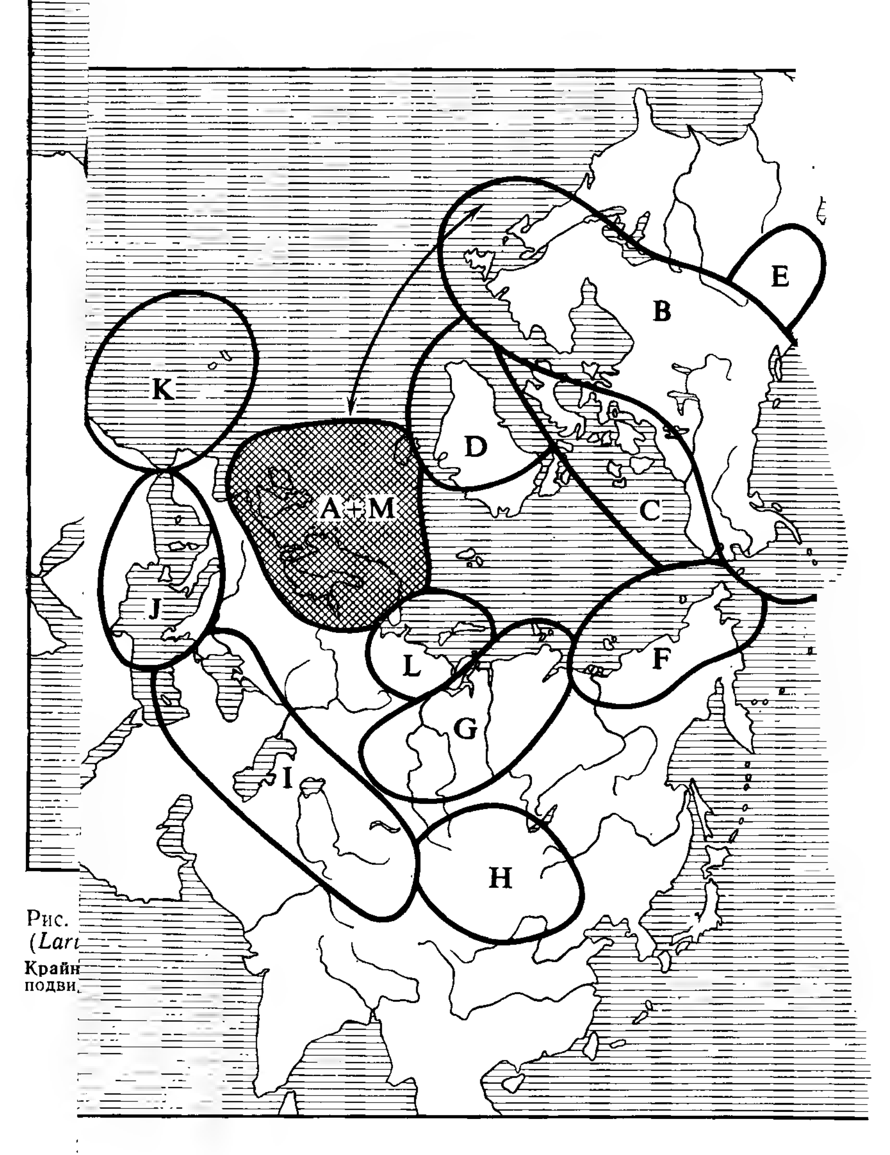


Рис. 162. Цепь подвидов больших чаек группы серебристая — клуша-хохот (*Larus argentatus — Larus fuscus*) (по Ст. Сковрону, 1965).

Крайние звенья цепи встречаются в районе Северо-Западной Европы (А + М) и особи подвидов не скрещиваются в природе. А — М — ареалы отдельных подвидов

биологии (особенности образа жизни, некоторые морфологические особенности и др.) оказались достаточными для создания двух новых видов. Если по каким-либо причинам непрерывная цепь подвидов, связывающих сегодня эти неразделенные виды, где-нибудь разорвется, то возникнут два вполне самостоятельных вида. Сейчас же видообразование в этой группе чаек находится как бы «в процессе становления» (in statu nascendi), давая нам благоприятную возможность наблюдать эволюцию в действии.

Видообразование в группе австралийских попугайчиков. В настоящее время в Австралии распространены два близких вида попугайчиков рода *Pachycephala* (*P. rufogularis* и *P. inornata*). В результате тщательного анализа палеогеографии и палеоклиматологии удалось восстановить возможный путь образования такой странной на первый взгляд ситуации, когда один из близких видов обитает лишь на небольшом пространстве, занимаемом другим видом (рис. 63). Вначале существовал лишь один предковый вид, имевший широкий ареал (рис. 63, *1*). В связи с наступлением засушливого периода, изменений в растительности и смещении дождевых зон возникла и развилась значительная изоляция между западной и восточной частью видового населения (рис. 63, *2, 3*). Существуя в несколько иных условиях и при отсутствии нивелировок достигаемых различий (при отсутствии скрещивания), две формы приобрели видовую самостоятельность (рис. 64, *4*). Затем вновь получила распространение сравнительно влаголюбивая растительность и западный вид смог расселиться на восток, где он встретился с родственным видом, приобретшим какие-то специфи-



Рис. 63. Видообразование в группе австралийских попугайчиков (*Pachycephala*) (из Э. Майра, 1968).

Современное распространение показано на карте 6. Расширения и сокращения ареалов коррелированы с изменениями в растительности, вызываемыми смещениями дождевых зон

ческие особенности, определяющие его распространение лишь в сравнительно ограниченном районе. Различия между этими прежде генетически близкими формами оказались настолько значительны, что определили возможность их самостоятельного существования без скрещивания. В сравнительно недавнее время в результате нового иссушения климата вновь возникла изоляция между западной и восточной частями населения одного из видов.

Основные пути видообразования

Новый вид может возникнуть из одной или группы смежных популяций, расположенных на периферии ареала исходного вида. Такое видообразование называется *аллопатрическим* (от греч. «алло» — разный, другой; «патриа» — родина). В других случаях новый вид может возникнуть внутри ареала исходного вида, как внутри вида; этот путь видообразования называется *симпатрическим* (от греч. «сим» — вместе).

Аллопатрическое видообразование. Этот тип видообразования (называемый иногда географическим) иллюстрируется приведенными выше примерами возникновения видов у больших чаек и в группе австралийских попугайчиков. При аллопатрическом видообразовании новые виды могут возникнуть путем фрагментации, распадения ареала широко распространенного родительского вида. Примером такого процесса может быть возникновение видов ландыша (род *Convallaria*). Исходный родительский вид несколько миллионов лет назад был широко распространен в широколиственных лесах Евразии. В четвертичный период в связи с сокращением площадей, занятых широколиственными лесами, единый ареал этого вида был разорван на несколько самостоятельных частей: ландыш сохранился лишь на лесных территориях, избежавших оледенения (на Дальнем Востоке, в Закавказье, Южной Европе). К настоящему времени переживший оледенение на юге Европы ландыш вторично широко распространился по всей лесной зоне, образовав вид *C. majalis*. В Закавказье образовался вид *C. transcaucasica* (более крупный и с широким венчиком), а на Дальнем Востоке — вид *C. keiskii* (с красными черешками и восковым налетом на листьях).

Другой способ аллопатрического видообразования — видообразование при расселении исходного вида, в процессе которого все более удаленные от центра расселения периферийные популяции и их группы, интенсивно преобразуясь в новых условиях, становятся родоначальниками новых видов. Примеры, аналогичные видообразованию в группе больших чаек, известны и для других птиц, некоторых рептилий, амфибий, насекомых.

В основе аллопатрического видообразования лежат те или иные формы пространственной изоляции, и этот путь видообразования всегда сравнительно медленный, происходящий на протяжении сотен тысяч поколений. Именно за такие длительные про-

межутки времени в изолированных частях населения вида вырабатываются те биологические особенности, которые приводят к репродуктивной самостоятельности даже при нарушении первичной изолирующей преграды. Аллопатрическое видообразование всегда связано с историей формирования видового ареала.

Симпатрическое видообразование. При видообразовании симпатрическим путем новый вид возникает внутри ареала исходного вида. Это возможно несколькими способами.

Первый способ симпатрического видообразования — возникновение новых видов при быстром изменении кариотипа, например при полиплоидии. Известны группы близких видов (обычно растений) с кратными числами хромосом (см. рис. 39). Так, например, в роде хризантем все виды имеют число хромосом кратное 9: 18, 27, 36, 45...90. В родах табака (*Nicotiana*) и картофеля (*Solanum*) основное, исходное число хромосом равно 12, но имеются виды с 24, 48, 72 хромосомами. В роде пшениц число хромосом у разных видов кратно 7: 14, 21, 28..., 42. В таких случаях возможно предположить, что видообразование шло путем полиплоидии — посредством удвоения, утроения, учетверения и т. д. основного набора хромосом предковых видов. Процессы полиплоидизации хорошо воспроизводятся в эксперименте посредством задержки расхождения хромосом в мейозе, в результате воздействия, например, колхицином. Известно, что полиплоиды могут возникать и в природных условиях. Возникшие полиплоидные особи могут давать жизнеспособное потомство лишь при скрещивании с особями, несущими то же число хромосом (или при самоопылении). В течение немногих поколений в том случае, если полиплоидные формы успешно проходят «контроль» естественного отбора и оказываются лучше исходной диплоидной, они могут распространиться и сосуществовать

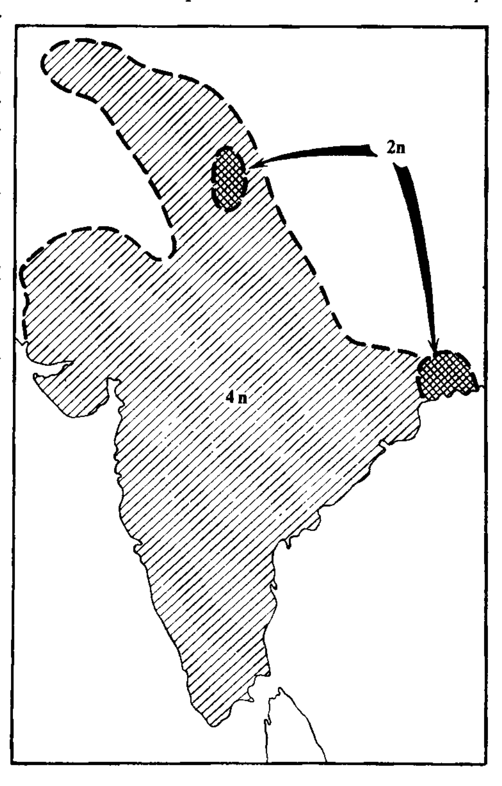


Рис. 64. Пример возникновения репродуктивной изоляции при полиплоидизации в природе: обитающий по всему Индостану тетраплоидный вид растений *Dicanthium annulatum*, несомненно, возник из диплоидной формы, занимающей сейчас небольшой и дизъюнктный ареал (по Н. Россу, 1962)

совместно с породившим их видом (рис. 64) или, что бывает чаще, просто вытеснить его.

Полиплоидные формы, как правило, крупнее и способны существовать в более суровых физико-географических условиях. Именно поэтому в высокогорьях и в Арктике число полиплоидных видов растений резко увеличено (рис. 65). Среди животных полиплоидия при видообразовании играет несравненно меньшую роль, чем у растений, и во всех случаях связана с партеногенетическим способом размножения (например, у иглокожих, членистоногих, аннелид и других беспозвоночных).

Второй способ симпатрического видообразования — путем *гибридизации* с последующим удвоением числа хромосом (аллополиплоидия). Сейчас известно немало видов, гибридогенное происхождение и аллополиплоидный характер генома которых может считаться экспериментально доказанным. Укажем лишь на некоторые. Культурная слива (*Prunus domestica*) с $2n=48$ возникла путем гибридизации терна (*Pr. spinosa*, $2n=32$) с алычей (*Pr. divaricata*, $2n=16$) с последующим удвоением числа хромосом. Некоторые виды пикульников, малины, табаков, брюквы, полыни, ирисов

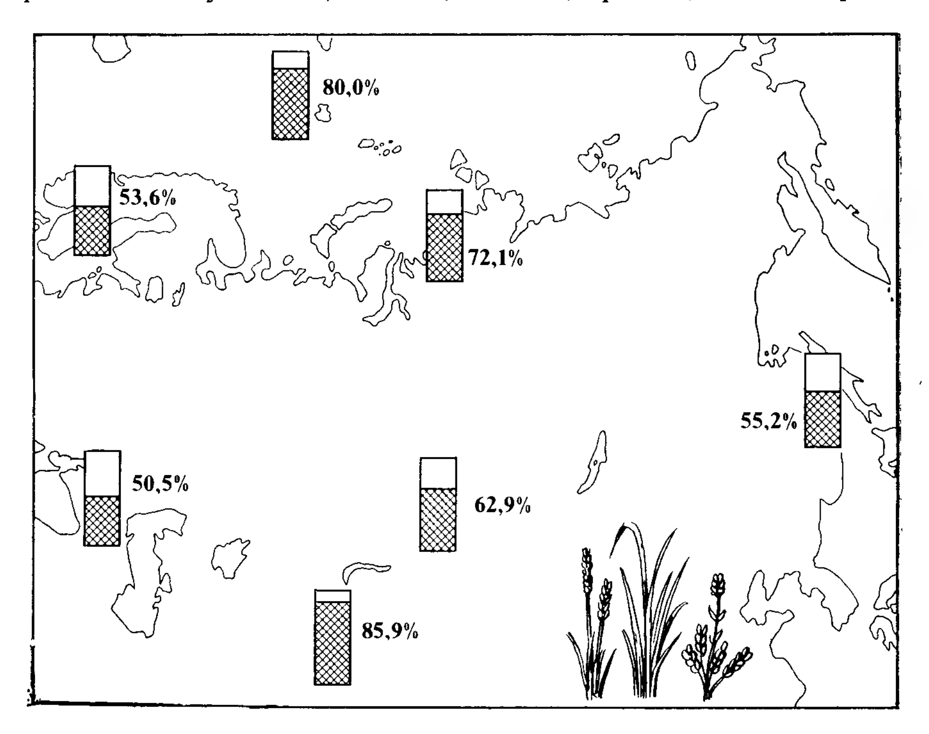


Рис. 65. Распространение полиплоидных видов цветковых растений (в процентах к общему числу видов) во флорах разных районов Евразии (по данным Л. П. Бреславец, 1963; А. П. Соколовской, 1965).

Количество полиплоидных видов заметно выше в арктических и высокогорных районах

и других растений являются такими же аллополиплоидами гибридогенного происхождения.

Интересен случай возникновения нового симпатрического вида у *Spartina townsendii* ($2n=120$) на основе гибридизации с последующим удвоением числа хромосом местного английского вида *Sp. stricta* ($2n = 50$) и завезенной в 70-х годах XIX в. из Северной Америки *Sp. alternifolia* ($2n = 70$). Сейчас ареал этого вида интенсивно расширяется за счет сокращения ареала местного европейского вида. Другим примером гибридогенного вида, возникшего симпатрически, является рябинокизильник (*Sorbocotaneaster*), сочетающий признаки рябины и кизильника и распространенный в середине 50-х годов в лесах южной Якутии по берегам среднего течения р. Алдан.

Третий способ симпатрического видообразования — возникновение репродуктивной изоляции внутри особей первоначально единой популяции в результате фрагментации или слияния хромосом и других хромосомных перестроек. Выше уже упоминались случаи формообразования в роде дрозофила, связанные с хромосомными перестройками (см. рис. 38). Этот способ симпатрического видообразования посредством хромосомных перестроек, ведущих к возникновению репродуктивной изоляции, распространен как у растений, так и у животных.

Наконец, последним, достаточно изученным способом симпатрического видообразования является возникновение новых форм в результате сезонной изоляции. Известно существование ярко выраженных сезонных рас у растений, например у погремка *Alectorolophus major* (см. гл. 9 и 10), раннецветущие и поздне-цветущие формы которых полностью репродуктивно изолированы друг от друга, и лишь вопрос времени — когда эти формы приобретут ранг новых видов. Аналогично положение с яровыми и озимыми расами проходных рыб; возможно, что эти формы уже являются разными видами, очень схожими морфологически, но изолированными генетически (*виды-двойники*).

Рассматривая разные способы симпатрического видообразования, можно отметить некоторые общие черты, характеризующие этот путь возникновения новых видов. Во-первых, возникновение новых форм видового ранга этим путем происходит несравненно быстрее, чем при аллопатрическом видообразовании. Если для аллопатрического видообразования нужны периоды времени, охватывающие тысячи поколений, то для симпатрического возникновения новой видовой формы в некоторых случаях требуется всего несколько десятков поколений. Заметим, что для последующего этапа — превращения потенциальной *видовой формы* (единичное растение, несколько десятков растений или особей животных еще далеко не виды) в настоящий вид потребуется, конечно, не один десяток поколений. Но даже если на это уйдут десятки и сотни поколений, то и в этом случае скорость симпатрического видообразования оказывается на порядок выше скорости аллопатрического видообразования.

Второй особенностью симпатрического пути видообразования является то, что он приводит к возникновению новых видов, всегда морфофизиологически близких к исходному виду. Так, при полиплоидии увеличиваются размеры, но общий облик растений сохраняется, как правило, неизменным; при хромосомных перестройках наблюдается та же картина; при экологической (сезонной) изоляции возникающие формы также обычно оказываются морфологически слабо различимыми.

Лишь в случае гибридогенного возникновения видов появляется новая видовая форма, отличная от каждого из родительских видов (но также имеющая признаки, характерные для двух исходных видов).

Вид — качественный этап эволюционного процесса

Все известные микроэволюционные процессы протекают в совокупностях скрещивающихся и генетически перемешивающихся особей. Только в такой системе возможно образование бесчисленного множества различных генетических комбинаций, являющихся основой для эффективного и тонкого действия естественного отбора. Однако, с другой стороны, скрещивания и происходящая вследствие этого нивелировка затрудняют эволюционную дифференцировку более или менее крупных совокупностей особей (популяций и их групп) в пределах одного вида. Образование нового вида — *превращение генетически открытых популяционных систем в генетически закрытые видовые системы* — создает непреодолимые в природных условиях изоляционные барьеры. Эти изоляционные барьеры позволяют сохранять специфические адаптации каждого вида и в конечном итоге определяют возможность сохранения и увеличения многообразия проявления живого на нашей планете.

Возникновение нового вида означает начало действия межвидового отбора. Именно этот отбор будет определять эволюционную судьбу любого вида: вымрет ли новый вид вскоре после возникновения, или, развиваясь, окажется родоначальником группы новых видов; вытеснит ли новый возникший вид родительскую форму (сформировав точно такую же или очень похожую экологическую нишу) или в конкурентной борьбе с родительским видом новый вид сформулирует новую экологическую нишу, и будет существовать вместе с родительской формой, увеличив тем самым общую «сумму жизни».

Несмотря на различное морфофизиологическое «содержание» вида разных групп ограниизмов, *вид — центральный и главнейший качественный этап процесса эволюции.* Вид может и должен рассматриваться как качественный этап эволюционного процесса, потому что *вид — наименьшая неделимая генетически закрытая система в живой природе.* Основной биологический смысл вида со-

стоит в том, что он образует *защищенный генофонд* (благодаря развитию самых разнообразных изолирующих механизмов, защищающих его от возможного потока генов из других генофондов).

Вид как качественный этап эволюционного процесса внутренне противоречив. С одной стороны, вид — как результат эволюции — целостен, приспособлен к данной среде, генетически обособлен от всех других таких же видов, стабилен; с другой стороны,— как этап эволюционного процесса — он динамичен, имеет расплывчатые границы, лабилен.

Эта противоречивая, диалектическая по существу, сущность вида является объективной реальностью и ее обязательно необходимо учитывать при любом изучении видов и процесса видообразования в природе. Для наблюдателя в природе любой вид как бы «рассыпается» на множество составляющих его популяций, каждая из которых входит в свои конкретные биогеоценозы, занимает определенное место в цепях питания и потоках энергии. Но эти казалось бы дискретные, совершенно самостоятельные, с собственной эволюционной судьбой, популяции невидимыми, но теснейшими генетическими «нитями» связаны друг с другом и время от времени (пусть даже не в каждом поколении, а через несколько поколений обмениваются генетическим материалом в результате миграции отдельных особей. Этот незначительный на первый взгляд поток генов цементирует вид в единую сложную иерархическую систему популяций, не позволяет накопиться серьезным различиям между популяциями и их группами. Если же эти связывающие отдельные популяции и группы популяций эволюционно-генетические «мостики» рушатся и не восстанавливаются на протяжении достаточно длительного периода времени (т. е. возникает непреодолимый изоляционный барьер) тогда внутри одной генетически открытой популяционной системы возникают две, каждая из которых оказывается генетически закрытой для другой. Так с возникновением нового вида завершается один этап грандиозного и постоянно текущего в живой природе процесса эволюции, и начинается новый этап. Поэтому и можно сказать, что *любой вид является качественным этапом эволюционного процесса.*

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате микроэволюционного процесса может возникнуть новый вид. С образованием нового вида микроэволюционные процессы не прекращаются, а продолжаются далее без какого-либо перерыва. В то же время возникновение непреодолимых в природных условиях изоляционных барьеров между видами означает начало грандиозного процесса макроэволюции, ведущего к возникновению сложной иерархической системы таксонов. Новые эволюционные приспособления возникают только в пределах вида, в результате естественного отбора среди бесчисленных генетиче-

ских сочетаний. С возникновением нового вида эти генетические сочетания могут определить видовые характеристики, стать адаптациями и пройти апробацию межвидового отбора. Это — магистральный путь увеличения многообразия форм организации жизни, увеличения «суммы жизни» в биосфере Земли.

* * *

В III части настоящего пособия рассмотрен механизм эволюционного процесса, складывающийся из взаимодействия элементарных эволюционного материала, факторов, единиц и явлений. Результатом микроэволюционных событий, происходящих в популяциях (как элементарных единицах эволюционного процесса), являются эволюционно значимые события, приводящие к формированию элементарных адаптивных явлений и в конце концов — к видообразованию. С возникновением нового вида прекращаются нивелировки достигнутых отдельными популяциями или их группами различий внутри вида. Однако в недрах нового вида микроэволюционные процессы продолжают протекать беспрерывно, что позволяет сказать, что нет каких-либо непроходимых границ между макро- и микроэволюционными событиями. Основой всех эволюционных событий крупного масштаба — макроэволюционных событий — являются микроэволюционные события; именно на уровне микроэволюционном (т. е. внутри вида) работают движущие силы эволюции, действует единственный направленный эволюционный фактор — естественный отбор.

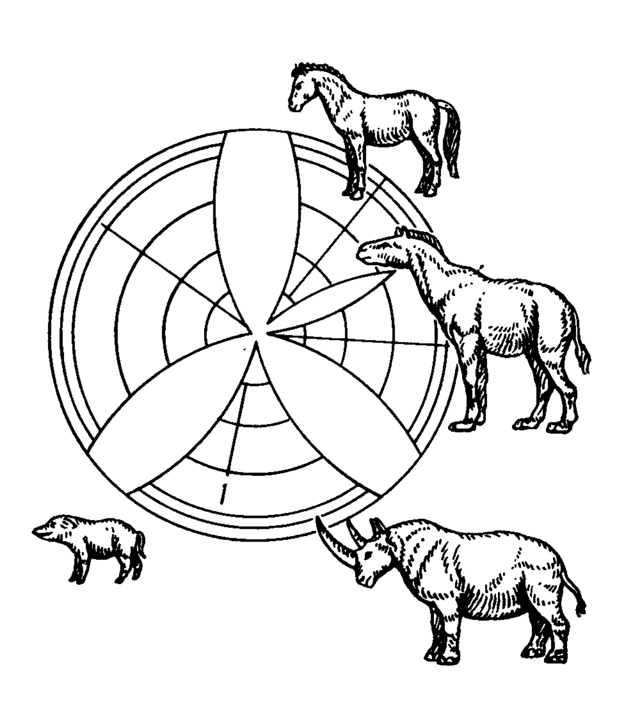
Взаимодействие элементарных событий на внутривидовом уровне, роль отдельных эволюционных факторов, значение популяции как элементарной единицы эволюционного процесса к настоящему времени, благодаря взаимопроникновению генетических подходов и классического дарвинизма хорошо изучены.

В следующей части книги будут рассмотрены основные феномены макроэволюции.

* * *

ЧАСТЬ IV

ПРОБЛЕМЫ МАКРОЭВОЛЮЦИИ



* * *

В предыдущей части курса были описаны основные микроэволюционные события и процессы, действующие внутри вида и приводящие к возникновению нового вида — видообразованию. После знакомства с учением о микроэволюции оказывается возможным рассмотреть основные процессы и явления, возникающие на надвидовом уровне, когда прекращается нивелировка возникающих в процессе микроэволюции различий.

Между микро- и макроэволюцией нельзя провести принципиальную грань. В самом деле, процесс микроэволюции, первично вызывающий дивергенцию популяций (вплоть до видообразования), продолжается без какого-либо перерыва и на макроэволюционном уровне внутри вновь возникших форм. Нарушается лишь характер скрещивания между этими вновь возникшими формами. Теперь новые формы могут вступать в отношения межвидовой конкуренции в широком смысле слова. Эти новые конкурентные отношения могут повлиять на эволюционные события лишь изменяя давление и направление действия элементарных эволюционных факторов, т. е. через микроэволюционный уровень.

Отсутствие принципиальных различий в протекании микро- и макроэволюционного процесса дает возможность, во-первых, рассматривать их как *две стороны единого эволюционного процесса* и, во-вторых, применять для анализа процесса всей эволюции понятия, разработанные в учении о микроэволюции.

Огромные масштабы макроэволюционных явлений (возникновение новых семейств и отрядов охватывает десятки миллионов лет) исключает возможность их непосредственного экспериментального исследования. В разработке учения о макроэволюции используются в основном описательные методы: палеонтология, биогеография, морфофизиология в широком смысле слова, включающая сравнение структур ДНК или молекул гемоглобина. Результаты таких исследований всегда оказываются в достаточной степени понятыми лишь с позиций механизма осуществления эволюции, т. е. с позиций микроэволюционных.

В области изучения макроэволюции накоплено множество фактов, эмпирических обобщений и закономерностей, которые можно разделить на несколько основных разделов. Первым из них рассматривается раздел, посвященный закономерностям эволюции отдельных филогенетических групп (гл. 13). Второй — (гл. 14) посвящается закономерностям эволюций отдельных органов, структур и функций. Как будет показано, процесс возникновения тех или иных органов и структур подчиняется некоторым общим принципам, многие из которых на современном уровне знаний достаточно ясны. Глава 15 посвящена эволюции онтогенеза; в основе эволюции филогенетических групп и отдельных органов в конечном счете лежит перестройка онтогенеза отдельных особей. Наконец, по сложившейся традиции в эту часть книги включен материал, посвященный проблемам прогресса (гл. 16) и антропогенеза (гл. 17).

* * *

ГЛАВА 13 ЭВОЛЮЦИЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ГРУПП

Данные систематики, палеонтологии, биогеографии, сравнительной анатомии и других биологических дисциплин дают возможность с большой точностью восстанавливать ход эволюционного процесса на любых уровнях выше вида. Совокупность этих данных составляет основу *филогенетики — дисциплины, посвященной выяснению особенностей эволюции крупных групп органического мира.*

Сопоставление хода эволюционного процесса в разных группах, при разных условиях внешней среды и давлении изоляции, в разном биотическом и абиотическом окружении и т. п. позволяет выделить общие, характерные для большинства групп особенности исторического развития.

Особенности исторического развития рассматриваются по следующим направлениям: «элементарные» формы эволюции групп, пути возникновения сходства между разными группами в процессе эволюции, главные типы эволюции групп, основные эмпирические «правила» макроэволюции. В эту же главу включено описание таких характеристик филогенеза, как темп макроэволюционного процесса и проблема возникновения иерархической системы таксонов[1].

Элементарные формы эволюции групп

В ходе эволюции происходит разделение прежде единого вида на два или несколько *(дивергенция)* и постепенное его изменение и превращение в иной вид (*филетическая эволюция*).

Филетическая эволюция — обязательный *процесс*, осуществляющийся в ходе эволюции любого ствола или ветви древа жизни и приводящий к *изменению исходного вида.* Изменение вида может затрагивать облик составляющих вид особей, но может и не затрагивать его или затрагивать лишь в очень незначительной степени (виды-двойники), касаясь лишь внутренних изменений.

Подавляющее большинство изученных палеонтологических стволов древа жизни дают примеры именно филетической эволюции. Развитие предков лошадей по линии Жиракотериум — Эпигиппус — Мезогиппус — Парагиппус — Меригиппус — типичный пример филетической эволюции (см. рис. 6).

Итак, изменения, происходящие в одном филогенетическом стволе, касающиеся одной таксономической группы, и составляют содержание филетической эволюции. Без таких изменений не

[1] Таксон — общее обозначение любого систематического подразделения живого мира: подвида, вида, рода, семейства, отряда, класса, типа, царства.

может протекать никакой эволюционный процесс, и поэтому *филетическую эволюцию можно считать одной из элементарных форм эволюции.*

Филетическая эволюция какой-либо группы на макроэволюционном уровне складывается из изменений отдельных составляющих ее видов (которые, как правило, не находятся в *сетчатом*[1] *родстве*).

Зрительно она может быть представлена в виде многожильного каната, в котором каждая составляющая его проволочка, не прерываясь и не сливаясь с соседними, тянется от начала до конца. Филетические изменения на макроуровне необратимы; на микроуровне они могут нивелироваться при скрещивании.

Дивергенция — другая основная элементарная форма эволюции группы. В результате изменения направления отбора в разных условиях происходит дивергенция (расхождение) ветвей древа жизни от предка единого ствола. Таков главный путь возникновения органического многообразия и постоянного увеличения «суммы жизни». Начальные стадии дивергенции можно наблюдать на внутривидовом уровне, при возникновении все более глубоких различий по каким-либо признакам в отдельных частях видового населения.

Дивергенция популяций приводит к возникновению репродуктивной изоляции развивающихся форм, а затем к видообразованию (см. гл. 9, 12).

На надвидовом уровне прекрасным примером дивергенции форм является возникновение разнообразных по морфофизиологическим особенностям видов вьюрков от одного или немногих предковых видов на Галапагосских островах и многих видов бокоплавов (Gammaridae) в Байкале.

Вероятно, все виды внутри любого рода, так же как и все роды в пределах любого семейства, возникали дивергентно, от одного исходного. Ч. Дарвин был совершенно прав, подчеркивая огромную роль дивергенции в процессе развития жизни на Земле.

Дивергентная форма эволюции — основа главнейших типов макроэволюции групп.

Механизм дивергентной эволюции основан на действии элементарных эволюционных факторов (см. гл. 9 и 10) внутри вида. В результате изоляции, волн жизни, мутационного процесса и, в особенности, естественного отбора популяции и группы популяций приобретают и сохраняют в эволюции признаки, все более заметно отличающие их от основной части родительского вида. В какой-то момент эволюции (этот «момент» может длиться много поколений; а для эволюции даже сотни поколений — мгновение) накопившиеся различия окажутся настолько значитель-

[1] Исключением являются случаи сетчатого родства некоторых видов растений (табаки, ирисы и др.), у которых новые виды могут образоваться в результате гибридизации уже существующих (см. гл. 12).

ными, что приведут к распаду исходного вида на два и более новых. Сходные процессы наблюдаются при дивергенции родов: в процессе эволюции один из видов внутри рода также может приобрести значительные уклонения и распасться на дочерние виды. Это ведет к возникновению между исходными видами старого рода сложной иерархической системы родственных отношений — выделению нового рода.

Разные роды в пределах семейства в процессе дивергенции могут дать начало новому семейству и т. д.

Дивергенция любого масштаба есть результат действия естественного отбора, выступающего в форме группового отбора (сохраняются и устраняются виды, роды, семейства и т. п.). Но групповой отбор в конце концов также основан на отборе индивидов внутри популяции (см. гл. 10); вымирание вида происходит лишь посредством гибели отдельных особей.

Несмотря на принципиальное сходство процессов дивергенции внутри вида (микроэволюционный уровень) и в группах более крупных, чем вид (макроэволюционный уровень), между этими процессами существует и важное различие, состоящее в том, что на микроэволюционном уровне процесс дивергенции обратим: две разошедшиеся популяции могут легко объединиться путем скрещивания в следующий момент эволюции и существовать вновь как единая популяция. *Процессы же дивергенции в макроэволюции необратимы.*

Дивергенция и филетическая эволюция — основа всех изменений филогенетического древа и элементарная форма протекания процесса эволюции любого масштаба в природе.

Конвергенция и параллелизм

Более сложными формами эволюции групп по сравнению с дивергенцией и филетической эволюцией являются *конвергенция и параллелизм.*

Параллелизм (параллельное развитие) — *процесс филетического развития в сходном направлении двух или нескольких первоначально дивергировавших групп.* Классическим примером параллельного развития считается филогения двух групп копытных млекопитающих: литоптерн (*Litopterna*) в Южной Америке и непарнокопытных (*Artiodactyla*) в Арктогее. В этих филогенетических ветвях, берущих свое начало от пятипалых предков типа фенокодуса (*Phenacodus*), происходило сокращение числа пальцев и переход от стопохождения к пальцехождению как приспособлению к жизни на открытом пространстве. В этом примере сходные (но независимые) изменения групп происходят на единой генетической основе. Это пример с и н х р о н н о г о п а р а л л е л и з м а, т. е. независимого развития в сходном направлении одновременно существующих родственных групп. Гораздо чаще пале-

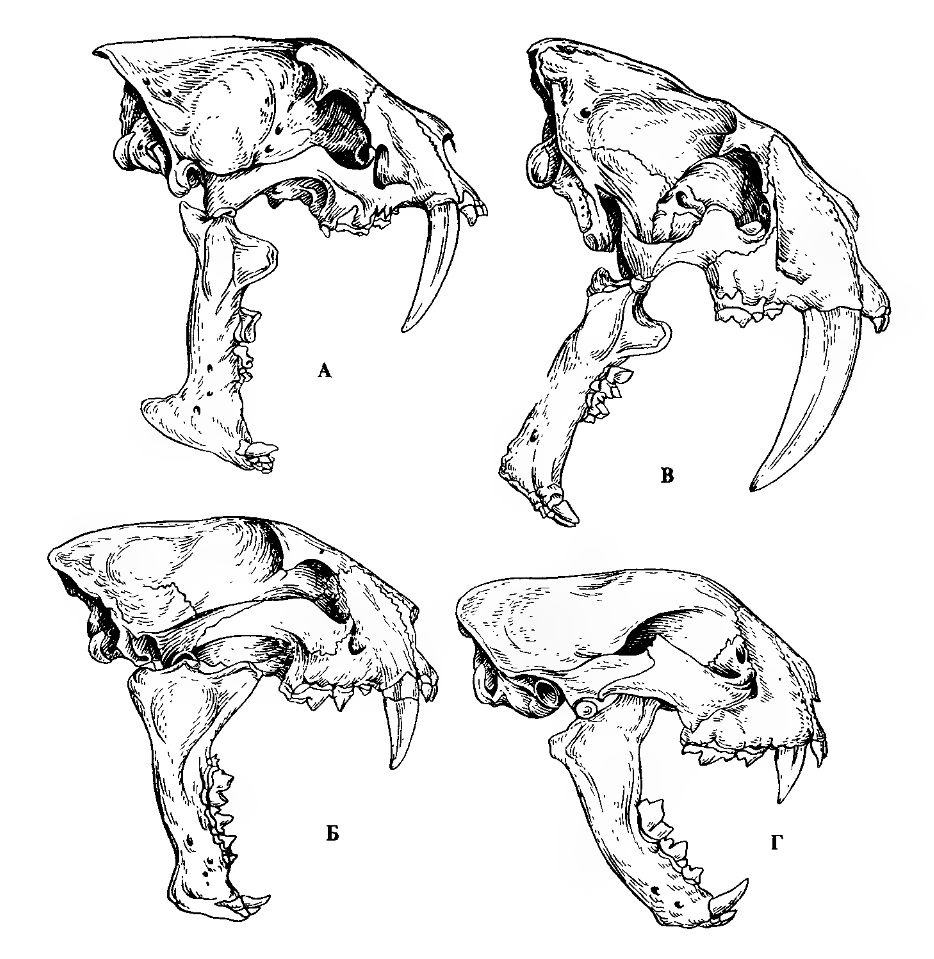


Рис. 66. Пример асинхронного параллелизма в развитии группы. Возникновение саблезубости у разных кошачьих. *А* — олигоценовые махайродонты (*Hoplophoneus*); *Б* — существовавшие в то же время ложесаблезубые настоящие кошки (*Dinictus*); *В* — возникшие через 20—30 млн. лет в подсемействе махайродонтовых *Smilodon*; *Г* — возникший в плейстоцене в подсемействе настоящих кошек саблезубый *Pseudaelurus* (из А. Ромера, 1968)

онтология дает примеры асинхронного параллелизма, т. е. независимого приобретения сходных черт филогенетически близкими группами, но живущими в разное время. Примером такого асинхронного параллелизма может служить развитие саблезубости у представителей разных подсемейств семейства кошачьих (рис. 66); саблезубость возникала в стволе кошачьих (Felidae), по крайней мере, четырежды в двух независимых стволах.

Можно привести много других примеров параллелизмов как для эволюции животного, так и растительного мира.

Конвергенция — сравнительно сложная форма эволюционного процесса. *Конвергенция — это процесс филетического развития в сходном направлении двух или нескольких неродственных* (т. е. не связанных сравнительно близкими общими предками) *групп.* Конвергенция (конвергентное развитие) — один из ярких феноменов в развитии жизни на Земле, и мы рассмотрим это явление более подробно.

На рис. 67 показаны типы листьев двух групп неродственных семейств растений, живших в разное время и на разных материках. Удивительное сходство в строении возникло при «решении» разными филогенетическими группами одинаковых «задач». Классическим примером конвергентного развития в зоологии считается возникновение сходных форм тела у акуловых (первичноводные формы), ихтиозавров и китообразных (вторичноводные формы).

Не всегда просто отличить конвергентное сходство от параллелизма и дивергенции. Так, например, до середины XX в. широко принималось родство зайцеобразных (Lagomorpha) с настоящими грызунами (Rodentia), основанное на дивергенции групп от общих предков. Лишь специальные исследования позволили с уверен-

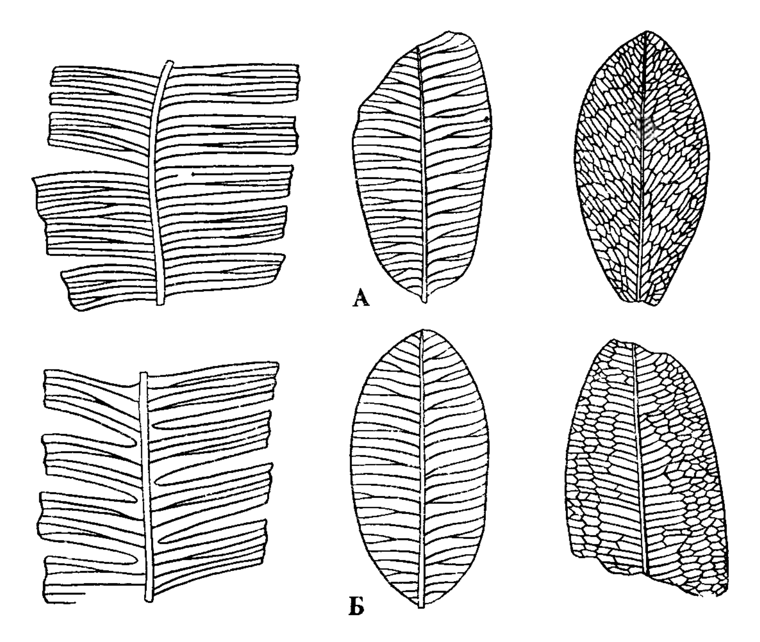


Рис. 67. Конвергентное сходство типов строения листьев в группах растений, живших в разное время. *А* — палеозойские глоссоптериды Индии и Южной Африки (*Phabdotaenia, Glossopteris, Pteronilssonia*), *Б* — триасовые цикадовые Гренландии (*Pseudoctenis, Doratophyllum, Anthrophiopsis*) (из С. В. Мейена, 1972).

ностью отнести зайцев, кроликов и пищух в совершенно особый отряд, более близкий по происхождению к копытным, чем к настоящим грызунам. Сейчас ясно, что сходство зайцеобразных с грызунами — конвергентное, а не дивергентное.

Конвергенция как форма эволюции групп характерна для эволюционного процесса на любом уровне: можно найти конвергенцию видов на уровне разных семейств, семейств на уровне разных отрядов, наконец, представителей разных классов (сходство по форме тела акул, ихтиозавров и дельфинов). Примером конвергентного развития внутри одного класса может служить возникновение одних и тех же биологических форм «волков», «медведей», «кротов» и т. п. среди сумчатых и плацентарных млекопитающих. Возникновение тасманийского сумчатого волка (*Thylacinus*) и обыкновенного волка (*Canis lupus*) в Палеарктике определяется сходным направлением эволюционного процесса целых сообществ. В этих сообществах на совершенно разной филогенетической основе возникают внешне похожие, но внутренне глу-

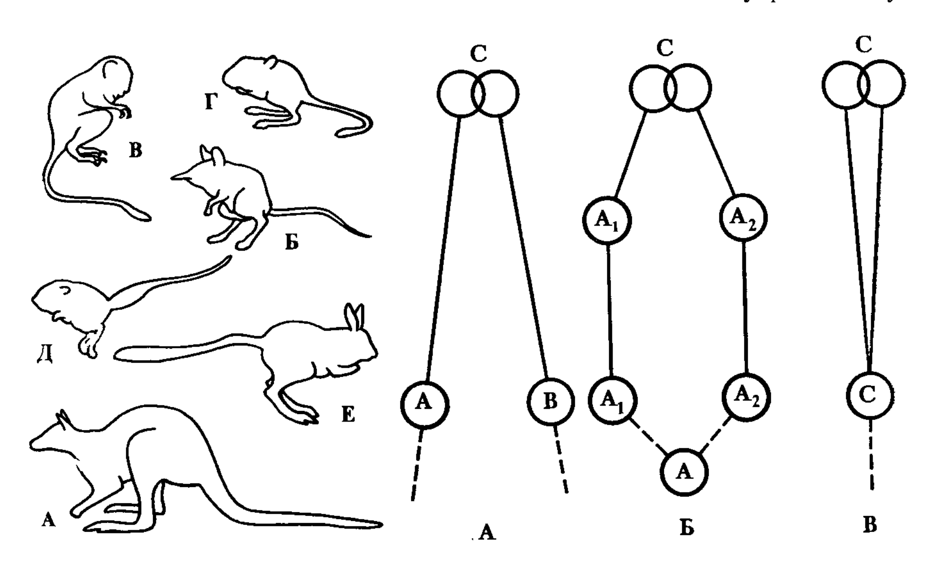


Рис. 68. Пример конвергенции по форме тела у млекопитающих. Возникновение биологического типа прыгающего животного (тушканчика-кенгуру) в совершенно разных филогенетических группах. *А* — кенгуру (*Macropus agilis*); *Б* — насекомоядный прыгунчик (*Maoroscelides rozeti*); *В* — полуобезьяна долгопят (*Tarsium tarsius*); *Г* — песчаный тушканчик (*Jaculus jaculus*); *Д* — трехпалый тушканчик (*Salpingotus crassicauda*); *Е* — каффрский долгоног (*Pedetes caffer*) (из И. Херань, 1968)

Рис. 69. Схематическое изображение конвергентного (*А*), параллельного (*Б*) и дивергентного (*В*) развития (по А. В. Яблокову, 1963).

А и *В* — близким родством не связанные группы; A_1 и A_2 — близкородственные формы; *С* — группы, исследуемые в данный момент. Из схемы видно, что параллелизм может быть определен как конвергентное сходство, возникающее на основе дивергенции

боко различные формы, занимающие сходные места в соответствующих биогеоценозах.

Примером конвергенции внутри отряда можно считать независимое возникновение биологического типа прыгуна открытых пространств (рис. 68).

Основным определением характера сходства сравниваемых групп во всех случаях остается вопрос, насколько глубоко обнаружено сходство. По форме тела ихтиозавр похож на акулу и дельфина, но по таким существенным чертам строения, как строение кровеносной системы, мускулатуры, строение черепа, кожного покрова и т. д., эти три группы позвоночных резко различны. Сходство между ними только внешнее, поверхностное, что полностью подтверждается прямым сравнением особенностей строения молекул гемоглобина и ДНК акуловых и китообразных; велики различия между ними и на молекулярном уровне.

Итак, *конвергенция никогда не бывает глубокой* (в отличие от сходства, основанного на филогенетическом родстве). Схематически сопоставление явлений конвергенции, параллелизма и дивергенции как возможных основ возникновения сходных структур в процессе эволюции показано на рис. 69.

Возникновение иерархической системы таксонов

Видообразование и связанное с ним прекращение нивелировок путем скрещиваний вносят чэткость в разграничения видовых и надвидовых таксонов, что в конечном итоге имеет первостепенное значение для возникновения сложной иерархической системы таксонов.

Из одного исходного вида могут возникнуть несколько, составляющих тесный пучок форм (род); эти пучки могут быть, в свою очередь, объединены в более общий и более сложный ствол — семейство; отдельные стволы семейств могут быть объединены в еще более крупные (отряды, классы, типы) конгломераты видов, связанных общностью происхождения и соответственно общими принципиальными чертами строения. Так возникает иерархическая система таксонов, отражающая реальные группировки видов. При этом род, семейство, отряд, класс, тип и царство представляют реальности совершенно другого качества, нежели виды. Целостность таксонов высшего и среднего рангов определяется не генетической интеграцией отдельных составляющих их единиц (популяций), как это наблюдается внутри вида, а единством «плана строения» и образованием обычно сходных (хотя и различных в деталях) экологических ниш.

Принцип иерархичности позволяет построить филогенетическое древо, отражающее реальные пути протекания эволюционного процесса на планете. Конечно, выяснение характера взаимоотношения

тех или иных видов и отнесение их в разные роды или семейства часто оказывается сложной проблемой. Особенно это относится к родам, в выделении которых до сих пор часто бывает велик субъективизм исследователя. Сложно выделение рода и потому, что критериями в большинстве случаев не могут служить сколько-нибудь значительные морфофизиологические различия и на первый план выступает группировка видов по принципу общей близости по комплексу признаков.

Определенную ясность в построении иерархической системы таксонов вносят разрывы, промежутки между группами видов. Но разрывы могут возникать разными способами. Они могут, с одной стороны, быть «истинными» и отражать более раннее или более позднее отделение сравниваемой группы от общего ствола предков. С другой стороны, такие разрывы между группами видов могут быть следствием не более раннего отхождения, а вымирания промежуточных форм. И в том и в другом случае систематик имеет право объединить более близкие по строению виды в единый род. Но эволюционное «содержание» таких родов различно. Это относится и к другим таксонам, которые также могут иметь разное эволюционное «содержание». К этому обстоятельству добавляется и то, что «содержание» разных таксономических надвидовых групп может достаточно резко различаться в разных крупных группах, например, отряд птиц не вполне эквивалентен отряду насекомых, млекопитающих или порядкам высших растений.

В последние годы в связи с развитием методов молекулярной биологии выявились интересные возможности для более объективного выделения родов и семейств. Например, при сравнении строения ДНК (методом молекулярной гибридизации) нескольких десятков видов костистых рыб внутри отряда было установлено, что они распадаются на несколько групп. Степень различия между этими группами соответствует различиям ранга семейств. Внутри богатого видами семейства виды опять-таки естественно группируются конгломератами хорошо отличными друг от друга — это ранг родов. При этом в один род войдет лишь один-два вида, в другой — десяток видов. Конечно, сравнивая строение ДНК разных видов пока еще трудно понять истинное значение различий в том или ином звене ДНК. Но тем не менее, такое сравнение оказывается весьма перспективным для уточнения филогенетических иерархических систем, построенных классическими методами.

При выделении отрядов, классов, типов на первый план выступают различия не по комплексам сравнительно мелких адаптаций, а различия по тем или иным уровням «типов строения»: класс птиц, несомненно, отличается от класса млекопитающих, а класс амфибий — от класса рептилий. В то же время различные интересные находки возможны и на таком уровне. Методами молекулярной биологии, а ранее и классическими подходами, показано большое сходство в строении крокодилов и птиц. Это не зна-

чит, конечно, что крокодилы войдут в класс птиц, но показывает, что между крупными группами животного и растительного мира могут существовать взаимоотношения более сложные, чем представлены в классической ступенчатой системе: вид — род — семейство — отряд — класс — тип. Это же хорошо видно и на примере большой группы грибов, отнесение которых к растительному царству ныне считается спорным (см. гл. 3).

Одной из самых главных причин возникновения иерархической системы таксонов признается разная скорость протекания процесса макроэволюции групп. В одних условиях и в одних группах возникало в процессе эволюции множество видов, они быстро дифференцировались, дивергировались и давали начало пучкам новых видовых форм. Другие группы развивались медленно, сохраняя архаические черты (вспомните гаттерию — единственный вид, представляющий ныне целый подкласс рептилий и гинкго — представителя целого порядка (семейства) в царстве растений). В самом общем виде степень различий между видами пропорциональна времени дивергенции и более старые «узлы дивергенции» соответствуют разделению более высоких систематических категорий.

Это вносит ясный иерархический принцип в систему организмов, но не исключает объективной трудности сравнения «высоты» разных таксонов в разных стволах древа жизни.

Главные типы эволюции групп

Изучение особенностей развития отдельных стволов филогенетического древа и современных форм позволяет твердо установить существование двух главных типов эволюционного развития группы:

1. *Аллогенез* — развитие группы внутри одной адаптивной зоны с возникновением большого числа близких форм, различающихся адаптациями одного масштаба.

2. *Арогенез* — развитие группы с выходом в другую адаптивную зону под влиянием приобретения группой каких-то принципиально иных приспособлений.

Аллогенез. Развитие группы внутри одной адаптивной зоны — аллогенез[1] происходит на основе общих принципиальных особенностей строения и функционирования организмов — членов группы, ставящих их в примерно одинаковые отношения с давлением среды. Развитие группы в пределах такой адаптивной зоны может идти очень длительный период, практически ограниченный длительностью самого существования адаптивной зоны.

---

[1] От греч. «алло» — разнообразный, разный. Наряду с термином «аллогенез» для обозначения такого процесса развития группы употребляются термины «адаптивная радиация», «идиоадаптация», «кладогенез».

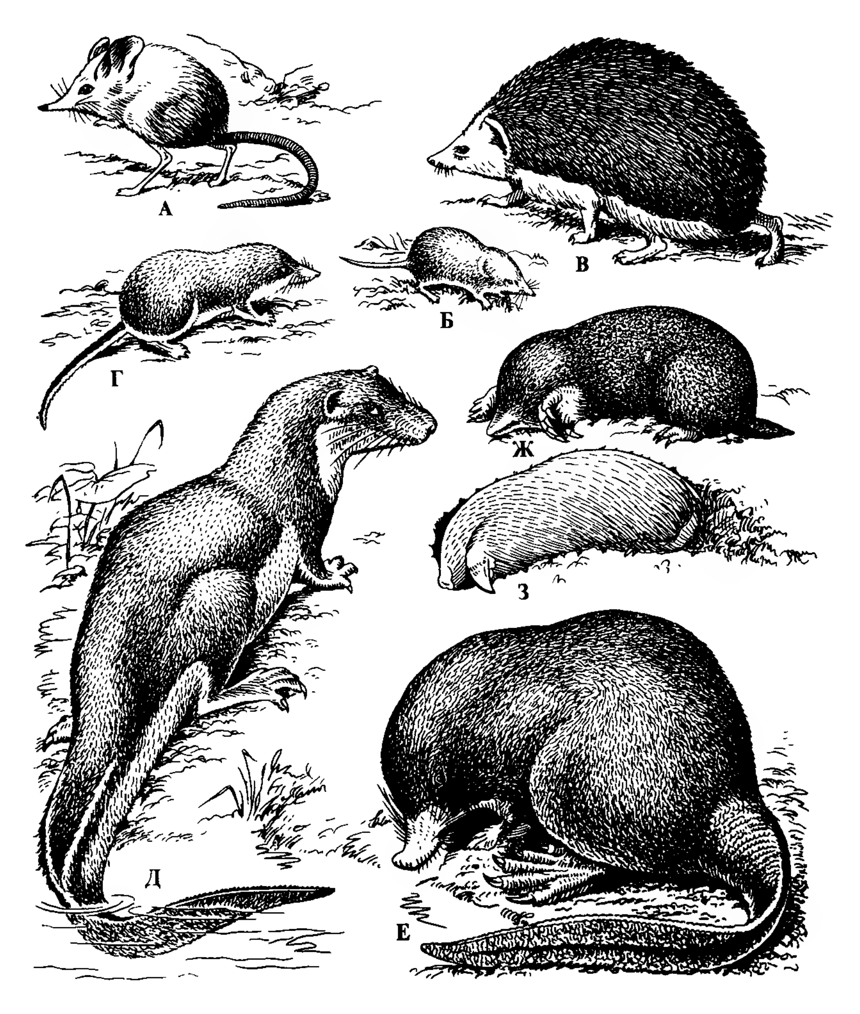


Рис. 70. Аллогенез в отряде насекомоядных млекопитающих. *Наземные формы. А* — прыгунчик (*Macroscelides*); *Б* — землеройка (*Sorex*); *В* — еж (*Hemiechinus*); *земноводные формы: Г* — кутора (*Neomys*); *Д* — выдровая землеройка (*Potamogale*); *Е* — выхухоль (*Desmana*); *подземно-роющие формы; Ж* — крот (*Talpa*); *З* — златокрот (*Chrisochloris*) (из С. У. Строганова, 1957)

Широкий аллогенез наблюдается в настоящее время в отряде насекомоядных — одной из самых широко распространенных и многочисленных по числу видов группы млекопитающих. На примере этого отряда можно проследить различные уровни аллогенеза от внутривидового до внутрисемейственного (рис. 70). Ярким примером аллогенеза на уровне класса может служить развитие магнолиофитов, образующих множество жизненных форм, приспособленных к самым различным условиям существования.

Принципиален при выделении аллогенеза как типа развития группы не его масштаб (который может быть и очень разный), а именно характер развития дочерних филогенетических групп; в случае аллогенеза они различаются адаптациями принципиально одного и того же уровня, определяющими специализацию в данной адаптивной зоне или ее части. Такие адаптации носят название *идиоадаптаций, или алломорфозов.*

Арогенез. Как свидетельствует палеонтологическая летопись, из одной адаптивной зоны в другую обычно попадают лишь отдельные, сравнительно немногочисленные группы; этот переход, называемый арогенезом[1], обычно осуществляется со сравнительно большой скоростью. На пути арогенеза многие промежуточные группы гибнут в «интерзональных» промежутках, не достигнув новых адаптивных зон. Но та, единственная ветвь, которая попадает в новую адаптивную зону, вступает в новый период широкого аллогенеза. Схематически этот процесс изображен на рис. 71. Крупные, принципиальные адаптации, меняющие строение организмов и приводящие группу на путь арогенеза, называются *ароморфозами* (А. Н. Северцов).

Примером арогенеза сравнительно небольшого масштаба можно рассматривать возникновение и расцвет класса птиц. Проникнуть в определенную адаптивную зону предки современных птиц могли лишь благодаря возникновению крыла как органа полета, совершенного четырехкамерного сердца, развития отделов мозга, координирующих движения в воздухе, теплокровности. Все эти изменения в строении и функционировании органов и привели группы триасовых динозавров к арогенезу. Приспособления же современных пустынных, лесных, водоплавающих и горных птиц определяются возникновением более частных особенностей — алломорфозов, а тип эволюциии внутри класса птиц должен быть определен как аллогенез.

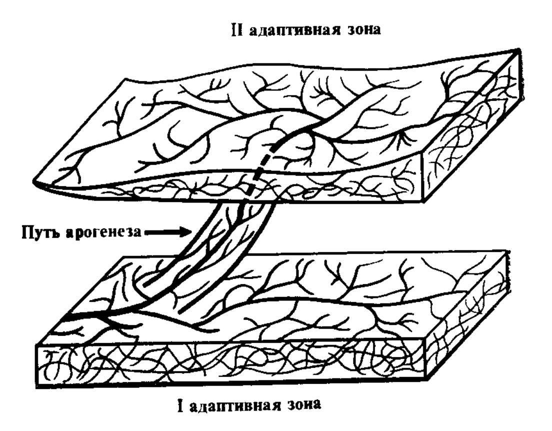


Рис. 71. Схема развития групп по пути аллогенеза (внутри определенной адаптивной зоны) и арогенеза (с приобретением новых принципиальных приспособлений, позволяющих выйти за пределы прежней адаптивной зоны) (из Н. В. Тимофеева-Ресовского и др., 1969)

[1] От греч. «аро» — поднимать. Для обозначения этого типа эволюции в литературе используются также термины «ароморфоз», «анагенез».

В эволюции растений возникновение проводящей сосудистой системы, эпидермы, устьиц, а также возникновение семязачатков и пыльцевой трубки имело значение для завоевания суши высшими растениями (см. гл. 3). Все эти изменения, без сомнения, — ароморфозы, а тип эволюции — арогенез.

Следует отметить, что изменение типа ароморфозов (определяющие арогенез группы) и изменение типа алломорфозов (определяющие аллогенез группы) всегда возникают как обычные адаптации в конкретной среде обитания. Лишь в будущей эволюции группы выяснится, что одни из них оказались перспективными и обеспечивающими переход в иную адаптивную зону (ароморфозами), а другие — менее перспективными, хотя и эффективными приспособлениями группы в прежних условиях (алломорфозами).

В ходе эволюции наблюдается чередование периодов арогенеза и аллогенеза. Попадая в новую адаптивную зону, малочисленная формами арогенная группа дает начало широкому спектру аллогенных групп; впоследствии одна из этих групп может дать начало новой, немногочисленной арогенной группе. Такая «мутовчатость» развития характерна для эволюции всех достаточно хорошо изученных групп животных или растений. Попеременно возникающие «мутовки» новых форм, образующиеся при каждом выходе в новую адаптивную зону (лес, лесостепь, степь в примере эволюций лошадей), легко прослеживаются на филогенетическом древе семейства (см. рис. 6).

Специализация. Аллогенез, таким образом, связан с известной *специализацией* каждой из филогенетических форм к каким-то определенным условиям внутри адаптивной зоны. Иногда такая специализация заходит столь далеко, что говорят о специализации как самостоятельном типе развития группы. *Специализация — это крайний вариант аллогенеза, связанный с приспособлением группы к очень узким условиям существования.*

Примеры специализации часто встречаются среди микроорганизмов, растений и животных. Это — бактерии, живущие в горячих источниках, богатых различными элементами (серобактерии, железобактерии), бактерии, обитающие в кишечнике животных, клубеньковые бактерии растений и т. д. Некоторые яркие примеры специализации растений в свое время были приведены еще Ч. Дарвином при описании лазающих и насекомоядных видов. Удивительны примеры узкой специализации растений к определенным опылителям.

При специализации закрепляются признаки и особенности, имеющие значение в весьма ограниченных, узких условиях. Поэтому специализация всегда таит в себе возможности вымирания вида, особенно в том случае, когда значительны темпы изменения среды. В такие периоды ограниченные возможности к перестройке специализированных видов не соответствуют крупным физическим преобразованиям среды.

Степень специализации видов может быть различна: глубокая специализация затрагивает комплекс важных признаков, тогда

как частичная — лишь отдельные признаки. Специализация отдельных органов (а не организма в целом) не мешает дальнейшей эволюции в других направлениях. С изменением среды органы, не подвергавшиеся специализации, могут быть вновь преобразованы (см. гл. 14).

Своеобразным путем ликвидации специализации в процессе эволюции является переход к неотении, связанный с выпадением конечных фаз онтогенеза (см. гл. 15).

Регресс. Так же как специализация является частным случаем аллогенеза группы, так и регресс, как тип развития группы, является частным (и крайним) случаем развития по типу арогенеза. *Эволюционный регресс — тип эволюции, связанный с процветанием группы* (занятием ею определенной адаптивной зоны или подзоны) *на основе возникновения более простого строения — морфофизиологической деградации.*

Рассмотрим некоторые характерные примеры. Известно, что паразитические формы возникают независимо в самых разных стволах древа жизни; по подсчетам, паразитические формы составляют не менее 4—5% от общего числа современных видов животных.

Некоторые типы и классы беспозвоночных полностью связаны с паразитическим образом жизни.

Среди высших растений паразитические виды встречаются в более чем 2000 родах. Переход к паразитическому образу жизни для многоклеточных организмов связан с резким упрощением строения, вплоть до потери целых систем органов и структур, т. е. с морфофизиологической деградацией. Например, у европейской повилики (*Cuscuta europaea*), паразитирующей на крапиве, формируются мелкие и простого строения семена, из которых развивается крохотный нитевидный проросток без выраженной морфологической дифференцировки. Проросток, при наличии подходящего растения-хозяина, внедряется в его ткани своими присосками. Присоски достигают проводящей ткани хозяина. Ксилема и флоэма проростка повилики соединяются с проводящей системой хозяина и за этот счет обеспечивает себе питание. В силу этого редуцированные и чешуйчатые листья повилики лишены хлорофилла и способности к фотосинтезу.

С морфофизиологической деградацией связан и переход к сидячему образу жизни, характерный для целого ряда групп беспозвоночных животных (Hydrozoa, Androzoa, Tunicata и др.).

При регрессе наблюдается выход в новую адаптивную зону благодаря дегенерации, которая может рассматриваться как приобретение каких-то принципиально новых особенностей, делающих такой переход возможным. Выход же из одной адаптивной зоны в другую — типичный путь арогенеза.

Итак, в природе существуют два основных типа эволюции — развитие группы по пути арогенеза и развитие группы по пути аллогенеза. Эти пути тесно связаны, переходят один в другой, постоянно чередуясь. Другие типы эволюции (специализация и ре-

гресс), по существу, лишь частные случаи арогенеза и аллогенеза. При разборе основных типов эволюции групп было подчеркнуто, что в основе этих путей лежит возникновение адаптаций.

Возникновение адаптаций, как известно (гл. 11), возможно лишь на микроэволюционном уровне в результате взаимодействия элементарных эволюционных сил под направляющим действием естественного отбора. Следовательно, механизмом любого типа макроэволюции следует считать знакомый нам механизм микроэволюции. Осуществляется же каждый из типов эволюции посредством элементарных форм эволюции групп — дивергенции и филетической эволюции.

Темпы эволюции групп

Эволюция как грандиозный процесс изменения особенностей органического мира Земли характеризуется определенными временными параметрами. Скорость или темп эволюции — одна из самых важных особенностей процесса эволюции в целом. Выяснение конкретной скорости эволюционного изменения групп часто важно и для решения чисто практических задач, например, связанных с возникновением и распространением новых болезнетворных микроорганизмов, появлением резистентности насекомых к инсектицидам и др.

При рассмотрении темпов эволюции часто имеют в виду не только изменение целых групп, но и изменение отдельных признаков. Хотя изменения групп основаны, естественно, на онтогенетических дифференцировках (на появлении и изменении отдельных признаков в онтогенезе особей) все же эти проблемы достаточно различны; проблема скорости изменения отдельных признаков должна, несомненно, рассматриваться вместе с другими особенностями эволюции органов и функций (гл. 14).

Наконец, перед рассмотрением конкретных темпов эволюции заметим, что в эволюции большее значение имеет не абсолютное, астрономическое, время, а число поколений. Причины этого будут понятны, если вспомнить, что механизм эволюционного процесса сводится к изменению концентраций генов в популяции в чреде поколений. Однако для многих ископаемых форм мы не можем с достаточной точностью оценивать скорость их эволюции числом поколений. Поэтому, несмотря на недостаточность астрономического времени для характеристики темпов эволюции, приходится пользоваться и этим параметром.

Темпы формообразования. Основные пути возникновения новых видов были рассмотрены в главе, посвященной видообразованию (см. гл. 12). Поскольку вид — качественный этап эволюционного процесса, поэтому выяснение скорости образования новых видов имеет важное значение для понимания особенностей протекания всего процесса эволюции в целом.

Большой материал, накопленный в настоящее время в ботанике и зоологии, позволяет установить два разных по времени спосо-

ба видообразования: первый может быть назван «внезапным», второй — «постепенным» видообразованием. Рассмотрим несколько конкретных примеров.

Внезапное видообразование связано с очень быстрой перестройкой всего генома, например при полиплоидии. Известно, что возникновение полиплоидного организма происходит в течение считанных секунд периода расхождения хромосом. Возникшая полиплоидная особь генетически изолирована от всех остальных особей вида, поскольку при скрещивании гибриды будут стерильными, так как хромосомы не разойдутся в мейозе. Часто полиплоидные особи оказываются более устойчивыми по отношению к действию экстремальных факторов внешней среды и получают широкое распространение в условиях, где родительская форма не выживает. Таким образом, *новая форма видового ранга может возникнуть за несколько поколений.* Полиплоидные ряды видов известны для многих самоопыляющихся растений (см. рис. 40). Картофель, белый клевер, люцерна, тимофеевка, луговой мятлик и множество других растений полиплоидов возникли как виды, очевидно, за считанное число поколений. Конечно, расселение новых видовых форм, их адаптация к окружающим условиям впоследствии занимает множество поколений: от возникновения форм видового ранга до образования вида проходит много времени.

Другой тип полиплоидии связан с гибридизацией (аллополиплоидия), объединением геномов, сравнительно близких видов (гл. 12). Г. Д. Карпеченко путем гибридизации капусты и редьки была синтезирована новая родовая форма — капусто-редька (*Raphanobrassica*) (рис. 72).

Наконец, причиной быстрого изменения генома, определяющего полную изоляцию от исходной формы, могут быть частично перестройки хромосом (фрагментации и слияния). У растений возможность участия межхромосомных перестроек в эволюции была экспериментально подтверждена созданием нового вида скерды (*Crepis nova*), отличающегося по морфологии всех хромосом от родительского вида. У животных роль хромосомных перестроек в эволюции была показана в обширной серии экспериментальных и популяционно-генетических работ в группе видов дрозофил (*Drosophila persimilis — virilis*).

Следовательно, в природе возможно быстрое (практически внезапное) образование новой видовой формы в результате разных типов полиплоидии и хромосомных перестроек. Возникающие при этом формы видового (или в редких случаях родового) ранга не сразу становятся видами в обычном смысле. Для этого они должны оказаться достаточно жизнеспособными и иметь определенные преимущества перед родительскими формами, позволяющие им распространиться и занять определенный ареал. Такое превращение «потенциального» вида (представленного сначала немногими особями, а потом — отдельными мелкими группами) в реальный вид должно продолжаться значительное число поколений.

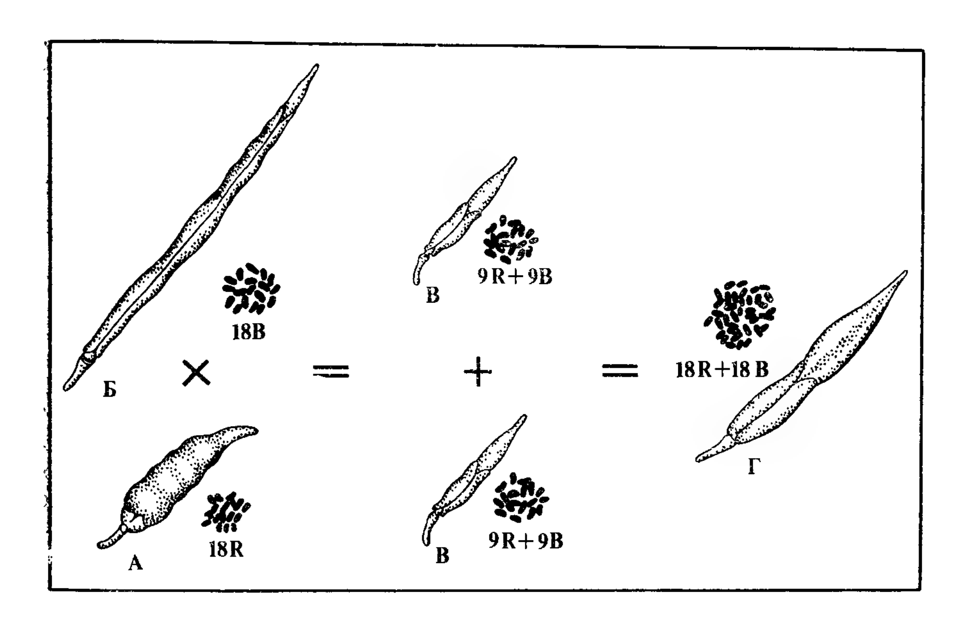


Рис. 72. Схема синтеза аллотетраплоидного вида «капусто-редьки» из двух видов, принадлежащих к разным родам. *А* — стручок редьки (*Raphanus*) и ее хромосомный набор (18R); *Б* — стручок капусты (*Brassica*) и ее хромосомный набор (18 В); *В* — первичный гибрид с хромосомным набором 9 R + + 9 В, полностью стерильный из-за ненормального мейоза (хромосомы R и В негомологичны и не конъюгируют); *Г* — аллотетраплоид *Raphanobrassica* с хромосомным набором 18 R + 18 В вполне плодовит, так как в мейозе 18 хромосом R конъюгируют друг с другом и образуют 9 бивалентов, как и 18 хромосом В (по данным Г Д. Карпеченко)

Гораздо более обычно в эволюции *постепенное формообразование*. Полнота палеонтологического материала по отдельным группам в настоящее время настолько велика, что позволяет с уверенностью определять время, необходимое для возникновения новых видов[1]. Особенно удобны для этого анализ последовательных ископаемых форм (см. гл. 2, рис. 7). Расчеты показывают, что для образования отдельных видов (фратрий) верхнеплиоценовых моллюсков потребовалось несколько миллионов лет, тогда как в Черном море в четвертичном периоде новый вид рода *Paphia* возникает всего за 6000 лет. Для образования нового подвида водяной полевки (*Arvicola terrestris*) требовалось 150—250 тыс. поколений (300—350 тыс. лет). Один вид зубра (*Bison*) на Кавказе в среднем плейстоцене существовал примерно 50—60 тыс. поколений, а переход к новому виду занял 10—16 тыс. лет (2—4 тыс. поколений). Подвиды ряда птиц: сизого голубя (*Columba livia*),

[1] Напомним, что в палеонтологическом материале, говоря о виде, подразумевают не вид в неонтологическом смысле, а отрезок филогенетического древа, или фратрия (см. гл. 12).

хохлатого жаворонка (*Galerida cristata*), славки (*Prinia gracilis*) и других возникли за 5—10 тыс. лет (несколько тысяч поколений).

Есть много данных о длительности существования отдельных, более крупных, чем вид, таксономических групп. Продолжительность существования некоторых родов пластинчатожаберных моллюсков (*Lamellibranchiata*) достигала 275 млн. лет (большинство родов существовало 25—50 млн. лет); у грызунов (Rodentia) продолжительность существования родов не превышает 30 млн. лет; а у хищных млекопитающих — 25 млн. лет (большая часть родов существовала не более 10 млн. лет) (рис. 73).

За 20—24 млн. лет в оз. Байкал возникло 7 новых семейств и подсемейств, 50 новых родов рыб и много ракообразных. Для возникновения новых семейств в морях нужны, как правило, сроки в десятки и сотни миллионов лет. Для возникновения же большинства отрядов млекопитающих понадобилось всего один-два десятка миллионов лет.

Можно сказать, что ни мутационный процесс, ни «волны жизни», видимо, не оказывают решающего влияния на скорость протекания процесса эволюции в любой группе. Но очень велики влияния изоляции и, особенно, естественного отбора. При определении скорости эволюционного процесса изоляция действует не только как элементарный эволюционный фактор, но и как фактор, активно способствующий перестройке всех биогеоценозов и созданию условий для дальнейшей эволюции. Однако главнейшим фактором, определяющим как продолжительность существования того или иного филума, так и скорость образования новых форм, является, конечно же, естественный отбор. Эта роль отбора особенно ясно выступает при анализе проблемы вымирания.

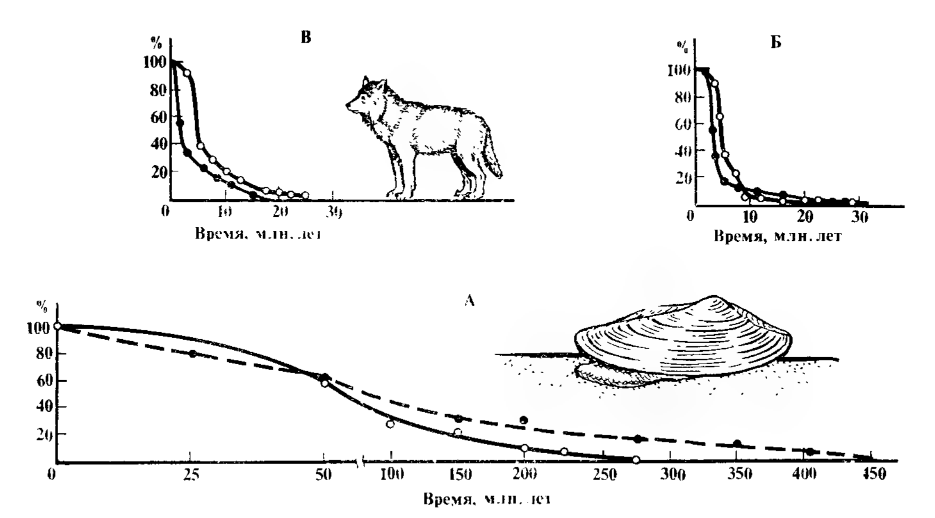


Рис. 73. Продолжительность существования родов некоторых животных. *А* — пластинчатожаберные моллюски (*Lamellibranchiata*); *Б* — грызуны (*Rodentia*); *В* — хищные (*Carnivora*) (по Н. В. Тимофееву-Ресовскому и др., 1969)

Проблема вымирания. Подсчеты палеонтологов показывают, что виды, существующие в настоящее время, составляют лишь ничтожную часть из общего числа видов, образовавшихся на Земле в ходе эволюции: подавляющая часть существовавших видов вымерла. Следовательно, *вымирание* — столь же обычный эволюционный процесс, как и возникновение новых видов.

Говоря о вымирании, нужно помнить, что вымирание видов не обязательно ведет к вымиранию всей группы: *вымершей можно считать лишь ту группу, от которой в процессе эволюции не осталось прямых потомков.* В процессе филетической эволюции старый вид не исчезает бесследно, а превращается в другой, сохраняя не только принципиальное сходство с исходным видом, но и являясь носителем части генетической информации филума.

Образно говоря, в генотипе человека, наверное, 95% генов определены генотипом наших обезьяноподобных предков, не меньше чем 60—70% генов — генотипом когда-то существовавших насекомояднообразных форм млекопитающих, стоявших в основе всех приматов и т. д. Спускаясь все дальше по древу жизни, мы должны признать, что в наших генах есть значительная часть генофонда, переданного нам от рыбообразных предков и первичных хордовых, каких-то беспозвоночных, и т. д.

Вымирание как естественный этап, способный завершать эволюцию любой части филогенетического древа, определяется теми же эволюционными факторами, что и «обычная» эволюция. Но при вымирании все факторы эволюции действуют как бы с обратным знаком. Например, давления мутационного процесса «не хватает», чтобы дать достаточно материала для перестройки генотипа и всего генофонда в соответствии с новыми условиями; давление изоляции, возможно, оказывается чересчур сильным и превышает допустимые в данных условиях пределы (нарушается единство развивающейся группы); наконец, чересчур высокое давление естественного отбора ведет к размножению все меньшего и меньшего числа особей. Поэтому рассуждения относительно каких-либо глобальных (а в последнее время — часто и «космических») причинах вымирания есть не что иное, как воскрешение «теории катастроф» (см. гл. 4). Кстати, исследования показывают неодновременность вымирания разных крупных групп в прошлом; так называемые «катастрофические» вымирания целых фаун и флор продолжались не годы и не столетия, а миллионы и десятки миллионов лет. На протяжении этого времени (и миллионов поколений) действовали те же обычные микроэволюционные факторы, интегрируемые работой естественного отбора. Конкретные направления естественного отбора сегодня нам трудно определить ввиду сложности и противоречивости действия отбора на разные признаки и свойства. Приведем несколько примеров.

Недавно в Средней Азии недалеко от Ленинабада был найден ископаемый мелкий летающий ящер (рис. 74). Это небольшое, размером с наших летучих мышей, существо имело крылья и тело, покрытое шерстью. Какие причины привели их к вымиранию? Как

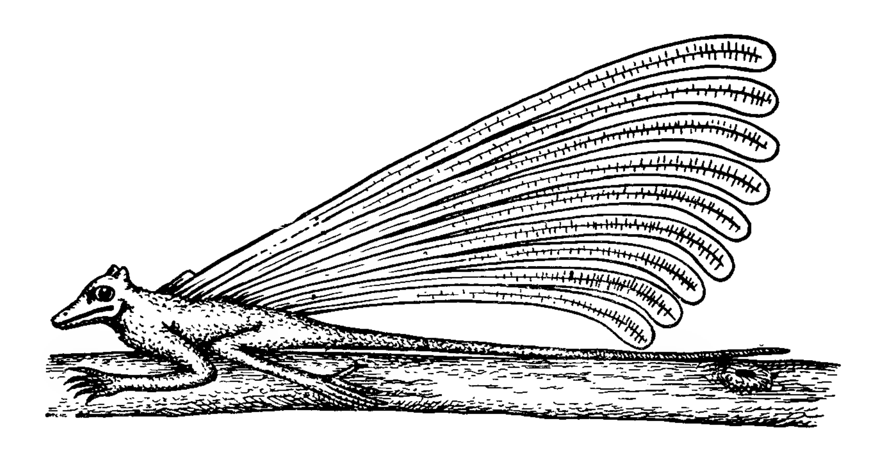


Рис. 74. Реконструкция ископаемого длинночешуйника необыкновенного — мелкого ящера, найденного А. Г. Шаровым в Средней Азии

функционально объяснить странные веерообразные выросты на спине, напоминающие перья, но с «мешочками» на концах? Предположение о функционировании этих «мешочков» в качестве парашютов малоубедительно. Но и любое другое объяснение никогда не будет окончательным. Так же не уверены мы и в том, каково относительное значение функции того или иного органа у современных животных (подробнее см. гл. 14).

Данные истории развития органического мира на Земле показывают, что, как правило, *быстрее вымирают более специализированные формы*; такие формы скорее погибают при резком изменении среды обитания. Напротив, неспециализированные формы имеют тенденцию существовать (часто и обычно в незначительных количествах) на протяжении более длительных периодов. Можно сказать, что к вымиранию ведет расхождение между темпами эволюции группы и темпами изменения среды. При освоении достаточно широкой среды темпы эволюции группы могут быть весьма низкими, но не приведут к вымиранию. Напротив, при «узкой среде» даже высокие темпы эволюции оказываются обычно недостаточными, чтобы «поспеть» за резкими изменениями среды. Оценивая значение вымирания в эволюции, нельзя упускать из виду того обстоятельства, что вымирание одних групп часто служит условием возникновения и распространения новых групп организмов, увеличения многообразия жизни на Земле. Итак, вымирание как эволюционный процесс — не обязательный момент в развитии группы, и об этом свидетельствуют существующие филогенетические реликты.

Филогенетические реликты. Стабильность окружающей среды имеет громадное значение для сохранения видов неизменными. Примеры тому *филогенетические реликты*, или «живые ископаемые» (см. рис. 12). Морское плеченогое лингула (*Lingula*) встречается в неизменном виде начиная с ордовика, т. е. существует на

Земле как вид более 400 млн. лет! Моллюск *Neopilina*, обитающий ныне в Тихом океане, очень похож на виды того же рода, обитавшие в нижнем девоне, т. е. не менее 350 млн. лет назад. Мечехвост (*Limulus*) — обычный обитатель глубоких пресноводных луж средней полосы, в почти неизменной форме существует с силура (около 400 млн. лет). Знаменитая кистеперая рыба латимерия (*Latimeria*) в почти неизменном виде сохранила строение и форму представителей группы вымершей 200—300 млн. лет назад. Число примеров можно увеличить. Все они показывают, что отдельные виды могут сохраняться на протяжении сотен миллионов лет эволюции практически неизменными. В чем причина такого удивительного постоянства?

Во всех случаях оказывается, что сохранение таких видов возможно при стабильности основных компонентов среды. Так, особенно много филогенетических реликтов в некоторых участках Мирового океана и в тропиках, где стабильные условия существования сохраняются на протяжении десятков миллионов лет.

«Правила» эволюции групп

Сопоставления характера развития различных хорошо изученных ветвей древа жизни позволили установить некоторые общие черты эволюции групп. Эти эмпирические обобщения получили название *«правил макроэволюции»*.

Правило необратимости эволюции, сформулированное Л. Долло (1893), гласит, что *эволюция — процесс необратимый и организм не может вернуться к прежнему состоянию, уже осуществленному в ряду его предков.* Так, если в эволюции наземных позвоночных на каком-то этапе от примитивных амфибий возникли рептилии, то рептилии, как бы ни шла дальше эволюция, не могут вновь дать начало амфибиям. Вернувшиеся в просторы Мирового океана рептилии (ихтиозавры) и млекопитающие (киты) никогда не становились рыбами.

В общей форме можно сказать, что если какая-либо группа организмов в процессе эволюции вновь «возвращается» в адаптивную зону существования ее предков, то приспособление к этой зоне у «вернувшейся» группы будет неизбежно иным. Это хорошо понятно, т. к. прошедшая история не проходит бесследно и, возвращаясь в прежнюю зону, группа не может стать полностью идентичной группе, когда-то вышедшей из этой зоны.

Правило необратимости эволюции в наше время получило существенное уточнение. Успехи генетики позволяют говорить о возможности повторного возникновения признаков на основе обратных мутаций (см. курс генетики), иногда наблюдающихся у особей генетически близких форм. Но *признание обратимости отдельных признаков* в филогенезе — отнюдь не признание обратимости эволюционного процесса в целом. Обратная мутация по признаку

может привести к повторному возникновению данного гена, но не генотипа в целом; к вторичному появлению данного признака, но не фенотипа в целом. Статистически вероятно повторное возникновение мутаций, но статистически невероятно повторное возникновение генных комплексов и целых фенотипов.

Правило прогрессивной специализации — правило макроэволюции, сформулированное Ш. Депере (1876), гласит, что *группа, вступившая на путь специализации, как правило, в дальнейшем развитии будет идти по пути все более и более глубокой специализации.*

Если в процессе эволюции одна из групп позвоночных, скажем ветвь рептилий, приобрела адаптации к полету, то на последующем этапе эволюции это направление адаптации сохраняется и усиливается (например, птеродактили в свое время все более приспосабливались к жизни в воздухе). Это и понятно, так как организм определенного строения не может жить в любой среде; в выборе определенной среды (адаптивной зоны или ее части) группа ограничена особенностями строения. Если эти особенности несут черты специализации, то организм обычно «выбирает» (точнее, в результате борьбы за существование попадает) всю более частную среду, где его специализированные приспособления могут обеспечить успешное выживание и оставление потомства. Но обычно это лишь дальнейшая специализация.

Частный случай этого общего правила прогрессивной специализации — увеличение размеров тела особей в процессе эволюции (относится в основном к позвоночным животным). Увеличение размеров тела связано с более экономным обменом веществ (уменьшение величины относительной поверхности тела) и должно рассматриваться как частный случай специализации. С другой стороны, увеличение размеров тела дает хищнику преимущества в нападении, а жертве — преимущества в защите. Связь организмов в цепях питания неизбежно вызывает увеличение размеров тела во многих группах. У представителей других групп происходит не увеличение, а уменьшение размеров тела, например, при переходе к подземному образу жизни и обитанию в закрытых норах многие грызуны вторично стали более мелкими. Интересно, что сопряженной эволюции подверглась ласка (*Mustela nivalis*) — один из наиболее облигатных потребителей мышевидных грызунов в средней полосе. Хищник, ласка приобрела размеры тела, позволяющие преследовать мелких грызунов в норах. На этом примере видно, что выделяемые эмпирические эволюционные правила имеют относительное значение. Характер эволюции зависит в конечном счете от конкретных связей группы с элементами биотической и абиотической среды (всегда при постоянном контроле отбора, идущем на уровне микроэволюционных взаимодействий внутри популяций и биогеоценозов) .

Правило происхождения от неспециализированных предков, сформулированное Э. Копом (1904), показывает, что *обычно новые группы берут начало не от высших представителей предковых*

групп, а от сравнительно неспециализированных. Млекопитающие возникли не от высокоспециализированных форм рептилий, а от неспециализированных, находившихся, вероятно, в достаточно жестких условиях борьбы за существование. Аналогичным образом голосеменные растения возникли от неспециализированных палеозойских папоротникообразных; ныне процветающая группа цветковых растений возникла не от специализированных голосеменных, а от неспециализированных предков, занимающих промежуточное положение между семенными папоротниками и беннетиттовыми (см. гл. 3).

Причина происхождения новых групп от неспециализированных предков в том, что отсутствие специализации определяет возможность возникновения новых приспособлений принципиально иного характера. Трудно ожидать появления среди гельминтов каких-то принципиально новых форм с коренными отличиями в организации. У таких форм скорее могут возникнуть эволюционные изменения, направленные к лучшему прикреплению внутри организма хозяина, лучшему использованию питательных веществ, содержащихся в переваривасмой пище, наконец, более эффективному способу размножения и т. п. Напротив, у такой группы, как практически всеядные средних размеров хищные (типа кошек), живущие в самых разнообразных условиях, большие потенциальные возможности развития в самых разных направлениях (конечно, при условии значительного изменения окружающей среды).

Высокая потентность неспециализированных групп в эволюции определяется разнообразной борьбой за существование, которую они вынуждены вести. Но в историческом плане именно эти жесткие требования среды и приводят потомков неспециализированных групп на путь арогенеза, вызывая к жизни приспособления, которые потом оказываются перспективными для начала нового широкого аллогенеза.

Правило смены фаз в эволюции отдельных филогенетических ветвей. При рассмотрении главных направлений эволюции групп — арогенеза и аллогенеза — уже подчеркивалось регулярное чередование этих типов развития в эволюции основных стволов древа жизни. Такое *чередование периодов быстрой эволюции с периодами более медленной эволюции отражает очень распространенную эволюционную тенденцию в филогенезе отдельных групп* (А. Н. Северцов).

Эволюция представляет непрерывный процесс возникновения и развития новых и новых адаптаций — адаптациогенез. Одни из вновь возникающих адаптаций оказываются очень частными, и их значение не выходит за пределы узких условий. Другие — дают возможность выхода группы в новую адаптивную зону или подзону и непременно ведут к быстрому эволюционному развитию групп в новом направлении. Обычно одна из форм получает какую-то новую адаптацию (или комплекс адаптаций), оказывающуюся основой для следующего быстрого периода филогенетических новообразований.

Правило смены фаз касается эволюции любых групп, начиная с рода и выше. Пример типичной смены фаз — постепенное распространение, затем процветание и следующее за ним вымирание трилобитов, наутилид, большинства брахиопод в палеозое, аммонитов в мезозое, панцирных и ганоидных рыб, а также щитковых в палеозое, рептилий — в мезозое. Нередко говорят, что процветание какой-либо группы в геологическом прошлом является предвестником ее близкого вымирания. Птицы и млекопитающие, также как и многие группы цветковых растений и членистоногих, в настоящее время находятся на средних этапах (расцвет) этого пути; начался же этот путь для названных групп в основном в мезозое — около 120—180 млн. лет назад.

Рассмотренные эмпирические правила эволюции групп не исчерпывают общих эволюционных тенденций в развитии групп. Ряд таких тенденций мы рассмотрели в предыдущих главах курса, другие рассмотрим в последующих. Вероятно, в каждой группе органического мира есть свои общие тенденции эволюции (см. раздел о групповом прогрессе в гл. 16), есть, несомненно, и некоторые общие тенденции в эволюции организации жизни на каждом из основных уровней организации живого. Одной из таких общих тенденций является сформулированное И. И. Шмальгаузеном правило *«интеграции биологических систем»:* на любом из уровней (молекулярно-генетическом, онтогенетическом, популяционно-видовом и биогеоценотическом) *биологические системы в процессе эволюции становятся все более интегрированными, со все более развитыми регуляторными механизмами, обеспечивающими такую интеграцию.*

Другим особенностям процесса макроэволюции, исследования которых еще не позволяют дать афористические «правила», подобные сформулированным выше, мы специально посвящаем раздел о современных проблемах и нерешенных задачах в изучении эволюции (см. ч. V).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей главе были рассмотрены основные закономерности эволюции филогенетических групп. При этом были выделены элементарные *формы* эволюции групп (филетическая эволюция и дивергенция), в совокупности определяющие развитие более комплексных форм эволюции — параллелизм и конвергенцию. Было показано, что к двум главным *типам* эволюции групп — арогенезу и аллогенезу — может быть сведено все многообразие типов групповой эволюции. Рассмотрены конкретные темпы эволюции и формообразования и связанные с ними проблемы вымирания и существования «бессмертных» филогенетических реликтов и кратко охарактеризованы четыре *эмпирических правила* эволюции групп.

На обширном материале, имеющемся в современной науке о закономерностях развития групп разного масштаба в эволюции,

нет данных, всерьез заставляющих предполагать существование каких-то иных кроме микроэволюционных механизмов эволюционного процесса: эволюция всегда была процессом, ведущим к формированию адаптаций, — адаптациогенезом.

ГЛАВА 14 ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНОВ И ФУНКЦИЙ

Когда говорят об эволюционных изменениях органов и функций, подразумевается, что в процессе филогенеза меняется не орган сам по себе, а группа особей носителей тех или иных органов. Поэтому, говоря о принципах эволюции органов и функций, мы в определенной мере искусственно выделяем эту проблему из проблемы закономерностей эволюции групп. Такое выделение логически оправдано методологическим принципом расчленения единого сложного явления на части и позволяет лучше познать изучаемое явление.

Другое замечание касается соотношения понятий «орган» и «функция». Совершенно ясно, что *форма* (орган, структура) в эволюции неразрывно связана с *функцией*. Вопрос о первичности изменения того или другого скорее философский, чем биологический. Как показано далее, в результате мультифункциональности всех органов и принципа смены функций всегда трудно определить, что́ первично — эволюционное изменение функций или же изменение строения конкретного органа, первоначально связанное с другой функцией. Для биолога такой спор в значительной мере схоластичен. С эволюционной точки зрения важен лишь сам факт постоянной взаимообусловленности формы и функции. Именно поэтому большинство из выделяемых ниже принципов относятся и к изменениям формы, и к изменениям функции, т. е. являются *морфофизиологическими* принципами.

Главные эволюционные характеристики органов и функций

Строение и функционирование органов и частей особи характеризуется *мультифункциональностью* и способностью функции *изменяться количественно.* Эти категории и лежат в основе всех принципов эволюционного изменения органов и их функций.

Мультифункциональность органов. В настоящее время нам неизвестно ни одного монофункционального органа в любом из изученных организмов. Напротив, число известных нам функций, присущих тому или иному органу или структуре, имеет тенденцию «увеличиваться» (по мере углубления знаний). Рассмотрим несколько характерных примеров. Даже такой специализированный орган, как крылья летучих мышей, несет функции не только полета, но и 1) схватывания добычи по принципу сачка у настоящих летучих мышей, 2) терморегуляции (особенно хорошо выраженную у тропических летучих лисиц, постоянно обмахивающихся крыльями), 3) продуцента витамина Д, образующегося в основном в кожном покрове и, наконец, 4) органа осязания.

Прежде считалось, что маленький хвост у некоторых оленей действует как шторка, открывающая белое подхвостье, которое служит ориентиром для бегущих сзади других оленей в густом лесу. Специальные исследования показали, что еще большее сигнальное значение имеет само помахивание хвостом, при котором развеивается вокруг резко пахнущий секрет хвостовых желез.

Общепризнанно, что однопалая нога лошади является едва ли не самым совершенным приспособлением, созданным природой для быстрого бега. Однако в то же время нога лошади — эффективное оружие защиты от нападения хищников, орган рытья, а также несет некоторые этологические функции (движение ноги — «лошадь бьет копытом» — выражает настроение). Число примеров такого рода можно многократно увеличить.

Равным образом мультифункциональными оказываются не только органы эктосоматические (в широком понимании — «внешние»), но и внутренние (эндосоматические). Селезенка у млекопитающих не только орган кроветворения, но и важнейшая железа внутренней секреции; функция в качестве желез внутренней секреции характерна для большинства внутренних специализированных желез: половых желез, почек, печени, поджелудочной железы. Пищеварительный тракт не только орган пищеварения, но и важнейший компонент в цепи органов внутренней секреции, а также важное звено в лимфатической и кровеносной системах. У растений сосудистые пучки не только проводящие пути, но и важный архитектонический конструктивный элемент, обеспечивающий поддержание определенной формы и т. д. *Мультифункциональность органов и структур — одна из важных характеристик органической природы на Земле.*

Количественные изменения функций. Любые формы проявления жизнедеятельности имеют не только качественную, но и количественную характеристику: количественная характеристика — обязательное свойство любого природного явления. В применении к функционированию того или иного органа или структуры это означает, что одна и та же функция может проявляться с большей или меньшей интенсивностью. Так, в природе всегда существуют те или иные степени проявления каждой из известных нам функций: функция бега выражена сильнее у одних видов млекопитаю-

щих и слабее у других, функция фотосинтеза в большей степени выражена у одних видов растений и в меньшей степени — у других, и т. д. То же самое наблюдается и внутри одного вида: по любому из свойств всегда существуют количественные различия между особями вида (например, по остроте зрения, по силе, по особенностям терморегуляции, по любому другому проявлению жизнедеятельности в широком смысле). Наконец, любая из функций организма количественно изменяется и в процессе индивидуального развития особи.

Эти две фундаментальные особенности — мультифункциональность органов и способность количественного изменения функции — и лежат в основе всех принципов филогенетического изменения органов (Ч. Дарвин, А. Дорн и др.).

Принципы эволюции органов и функций

Среди более полутора десятков различных известных в настоящее время принципов (модусов) макроэволюции органов и функций возможно выделить две группы. К первой группе относятся принципы усиления и ослабления главной функции, уменьшения и расширения числа функций, разделения функций, фиксации промежуточных фаз, олигомеризация и полимеризация органов. Рассмотрим эти принципы более подробно.

Усиление главной функции. *Усиление главной функции* происходит очень часто в ходе эволюции отдельных органов. При этом усиление отправления функции может происходить двумя путями: либо посредством увеличения числа однородных компонентов, выполняющих одну и ту же работу, либо посредством изменения строения органа. Пример второго рода — усиление функции мышечного сокращения в результате замещения гладкой мускулатуры поперечно-полосатой. Пример первого рода — развитие млечных желез у млекопитающих, идущее по пути значительного увеличения числа отдельных долек, вместе составляющих все более мощную железу. Другим примером того же рода является увеличение дыхательной поверхности легких наземных позвоночных в процессе филогенеза в результате значительного увеличения числа отдельных альвеол. Правда, одновременно с увеличением числа отдельных альвеол происходит и их известное гистологическое изменение, т. е. одновременно изменяется и структура ткани и увеличивается число компонентов. Вероятно, такое комплексное изменение (строения органа и числа компонентов) обычно в процессе филогенетического усиления главной функции. Примером второго рода (усиление главной функции посредством коренного изменения строения органа) является эволюция сердца у позвоночных путем последовательных ароморфозов — принципиальных изменений строения существенно усиливающих главную функцию органа (рис. 75).

Ослабление главной функции. *Ослабление главной функции* — столь же обычный эволюционный процесс, как и ее усиление. При переходе китообразных к водному образу жизни у их предков постепенно ослаблялась терморегуляционная функция волосяного покрова (у современных китообразных волосяной покров практически исчез). Это ослабление было связано с постепенным сокращением числа волос на поверхности тела. Отдельные стадии этого процесса можно представить себе посредством построения сравнительного экологоанатомического ряда; у волка (*Canis lupus*) шерсть густая и участвует в терморегуляции, у обыкновенного тюленя (*Phoca vitulina*) значение покрова в терморегуляции резко ослаблено и шерсть редкая, у моржа (*Odobaenus rosmarus*) волосяной покров почти исчезает, у китообразных — отсутствует полностью. Для водных млекопитающих это положение иллюстрируется и эмбриологическим рядом ластоногих: у новорожденного детеныша гренландского тюленя волосяной покров хорошо дифференцирован на разные типы волос и очень теплый вначале; с возрастом, в результате последовательных линек, волосяной покров резко редеет, строение его упрощается и он перестает служить органом терморегуляции.

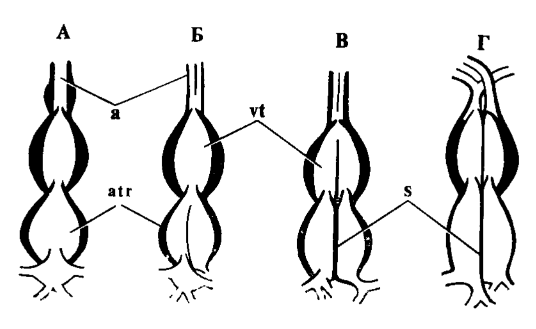


Рис. 75. Схема эволюции сердца позвоночных (из Ф. Н. Правдина, 1968).

Пример одного из путей усиления главной функции органа (посредством крупных, существенных изменений — ароморфозов). *А* — двухкамерное сердце рыб; *Б* — трехкамерное сердце амфибий; *В* — четырехкамерное сердце рептилий с еще не вполне разделенными желудочками, но вполне разделенными предсердиями; *Г* — четырехкамерное сердце птиц и млекопитающих с полностью разделенными предсердиями и желудочками.
atr — предсердие, *s* — перегородка, *vt* — желудочек сердца, *a* — аорта

Полимеризация органов и структур. При *полимеризации* происходит увеличение числа однородных органов или структур. Этот принцип осуществляется, например, при вторичном возникновении многочисленных хвостовых позвонков у длиннохвостых млекопитающих, что приводит к усилению подвижности хвоста. В свою очередь это может иметь многообразное функциональное значение: отмахивания от насекомых, использования хвоста как руля, опоры, для выражения эмоций и т. д. Процесс полимеризации структур происходит при увеличении числа фаланг в кисти некоторых китообразных (увеличение размеров и прочности плавника как руля глубины и поворотов). Процессы полимеризации органов особенно характерны для многих групп беспозвоночных животных, строение тела которых имеет четкую повторяемость многих однородных структур (кольчатые и плоские черви, членистоногие и др.), а также для многих групп растений (увеличение числа лепестков или тычинок в цветке и др.).

Олигомеризация органов и структур. Иногда в эволюции наблюдается процесс слияния (*олигомеризация*) многочисленных однородных органов или структур в единое образование. Слияние может приводить к усилению главной функции, выполнявшейся всей серией таких органов; иногда же такое слияние является показателем резкого ослабления главной функции. У многих групп позвоночных отдельные, прежде самостоятельные, крестцовые позвонки сливаются с тазовыми костями в прочный неподвижный блок, обеспечивая усиление опорной функции центрального звена заднего пояса конечностей. У многих видов китообразных процесс олигомеризации затрагивает шейные позвонки, также превращающиеся в мощный костный блок — прочное основание для группы туловищно-головных мышц. При этом, конечно, резко ослабляется функция отдельного позвонка, но усиливается главная функция всего шейного отдела позвоночного столба по поддержанию головы.

Уменьшение числа функций. Принцип *уменьшения числа функций* наблюдается в процессе эволюции — главным образом при специализации какого-либо органа или структуры. Конечности предков китообразных несли много функций (опора на субстрат, рытье, защита от врагов и многие другие). С превращением ноги в ласт большинство прежних функций отпало, осталась одна — функция изменения направления движения.

Расширение числа функций. Принцип *расширения числа функций* можно продемонстрировать на примере возникновения способности запасать воду тканями стеблей или листьев у ряда ксерофитных форм растений (кактусы, агавы, толстянковые и др.). Увеличение поверхности оболочки семян у некоторых растений приводит к возникновению специальных летучек, способствующих аэродинамическому распространению семян. При расширении числа функций главная функция, как правило, не меняется. Так, например, основная функция жабер у пластинчатожаберных моллюсков (*Lamellibranchiata*) — дыхание. Но у ряда форм в процессе эволюции жабры выполняют добавочные функции по транспортировке частиц пищи с током воды к ротовому отверстию, а у самок используются как выводковая полость для развития личинок.

Разделение функций и органов. Принцип *разделения функций и органов* можно проиллюстрировать распадением единого непарного плавника, характерного для далеких предков всех рыб (единая кожная складка по боку тела) на ряд самостоятельных плавников, обладающих определенными частными функциями: передние плавники становятся в основном рулями глубины и поворотов, а задний хвостовой плавник — основным органом движения вперед. Одним из специальных случаев проявления этого принципа служит принцип *фиксации промежуточных фаз* в функционировании того или иного органа. Это происходит в процессе эволюции тогда, когда одна промежуточная фаза в функции фиксируется в качестве главной. Например, хорошо известно, что стопоходящие животные при беге часто поднимаются на пальцы (бегун на сто-

метровке бежит практически на цыпочках, медведь во время быстрого бега также опирается лишь на дистальные отделы ступни и т. п.). При возникновении пальцехождения у копытных млекопитающих в процессе эволюции происходит как бы фиксация лишь одной из промежуточных фаз, характерных для движения предковых форм.

Замещение функций и органов. *Замещение функций и органов* происходит в том случае, если в процессе эволюции один орган исчезает, а его функцию начинает выполнять какой-либо иной орган или структура. Примером замещения (*субституции*) органов является замена хорды — первичной опоры тела хордовых животных, сначала хрящевым, а затем и костным позвоночником. У растений принцип субституции органов прослеживается при образовании филлодиев и филлокладиев из черешков и стеблей у кактусоподобных форм: функция фотосинтеза, важная для всего растения, осталась, но она перешла от листьев к стеблям, произошло замещение (субституция) органа. Последним примером субституции органов может служить возникновение своеобразного способа дыхания посредством сети кровеносных сосудов на пальцах (у безлегочных саламандр) (Plethodontidae). Функция дыхания, важная для организма, сохраняется, и кислород поступает в кровь этих животных, но не через легкие или жабры, а через совершенно иные анатомические образования.

Смена функций. *Смена главной функции* — один из наиболее общих принципов эволюции органов.

У ряда насекомых яйцеклад превращается в жало; главная функция, первично связанная с размножением, замещается функцией защиты. В уже упоминавшемся примере с изменением передней конечности китообразных в ласт происходит смена главной функции конечностей; у наземных предков китов главной функцией конечностей было передвижение тела в пространстве, а у китов главной для передних конечностей становится функция изменения направления движения. Ярким примером смены функций служит дифференцировка конечностей у десятиногих раков (Decapoda). Первоначально главной функцией всех конечностей была плавательная, а второстепенными — ходильная и хватательная. В процессе эволюции происходит расширение функций всех конечностей. При этом у части ног происходит смена главной функции — часть головных и передние грудные пары ног приобретают функции хватания и жевания как главные (рис. 76). Первые две пары головных ног становятся исключительно ходильными, брюшные конечности, оставаясь в основном плавательными, служат для вынашивания икры и создания потока воды к органам дыхания — жабрам.

Многочисленны примеры смены функций у растений. Венчик цветка образуется из листьев, которые меняют функцию фотосинтеза на функцию привлечения насекомых (или более общо — на функцию, связанную с опылением). Образование клубней у растений также происходит в результате смены функций соответствую-

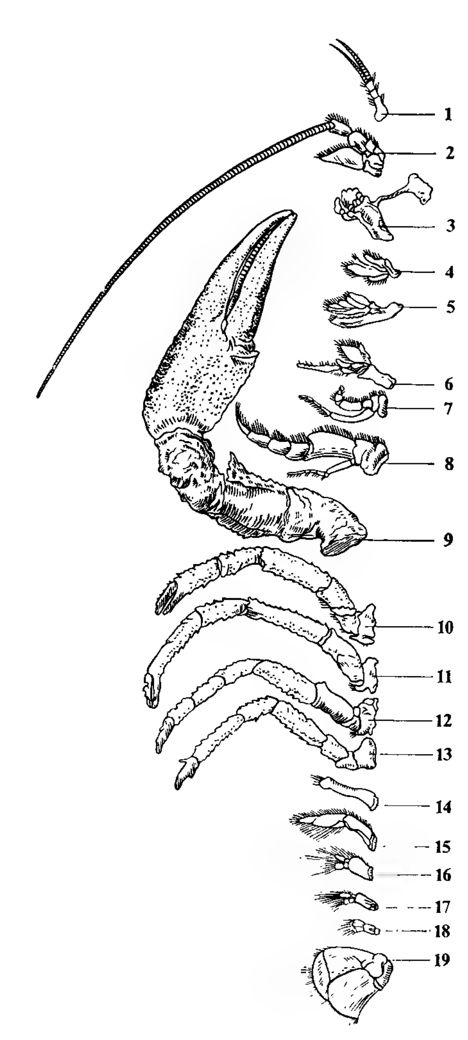


Рис. 76. Дифференциация речного рака (*Astacus leptodactylis*), связанная с разделением и сменой функции (из И. И. Шмальгаузена, 1969):

1—2 — органы чувств; *3—5* — челюсти; *6—8* — ногочелюсти; *9—13* — ходильные ноги; *14—18* — брюшные ноги; *19* — хвостовая нога

щих частей растения: сначала отдельные части корневой системы, из которых впоследствии развились клубни, были полностью связаны с транспортом и добыванием питательных веществ из почвы. Затем у части корней второстепенная функция временного хранения питательных веществ приобрела характер главной и постоянной. Этот пример смены функций можно рассматривать и как пример фиксации промежуточных фаз.

Принципы эволюции органов и функций[1] достаточно разнородны. Пока нет достаточно полной классификации всех принципов морфофункциональных преобразований и неясно, известны ли нам все принципы. Наиболее общими из них пока остаются: принцип смены функций в широком смысле (отражает возможность качественного изменения функций того или иного органа) и принцип количественного изменения выражения функции (отражает возможность количественного изменения функций). Еще раз подчеркнем, что связь формы и функции в эволюции настолько тесна и неразрывна в биологии, что правильнее говорить не об изменении формы и функции порознь, а о морфофизиологических преобразованиях.

После рассмотрения этих сравнительно простых принципов морфофизиологических преобразований рассмотрим более сложные, связанные с взаимным преобразованием ряда органов.

[1] Некоторые более специальные принципы здесь не рассматриваются (в частности, принципы *симиляции органов и функций, активации и иммобилизации функций*).

Взаимосвязь морфофизиологических преобразований органов и систем в филогенезе

Хорошо известно, что организм — координированное целое, в котором отдельные части находятся в сложном соподчинении и взаимозависимости. Взаимозависимость отдельных структур (корреляция), особенно хорошо изучена в процессе индивидуального развития (онтогенез). *Корреляции*, проявляющиеся в процессе филогенеза, обычно обозначаются как *координации* (см. гл. 15).

Сложность взаимоотношений внутри развивающихся систем разного уровня затрудняет выяснение основных черт проявления таких координаций. Достаточно выяснены лишь два общих принципа, отражающие координацию морфофизиологических преобразований в филогенезе: принцип гетеробатмии и принцип компенсации функций. Первый из них относится к координации разных систем органов, второй — к координации отдельных органов внутри одной системы органов (А. Л. Тахтаджян, Н. Н. Воронцов).

Принцип гетеробатмии. Принцип гетеробатмии (от греч. «батмос» — ступень) отражает часто встречающийся в природе неодинаковый темп эволюции разных органов и целых систем органов и означает *разный эволюционный уровень развития разных частей организма*. Выше описаны случаи тесной координации отдельных органов и структур внутри одной системы органов или в цепи органов, функционально связанных друг с другом. В организме существуют органы и целые системы органов, сравнительно слабо связанные между собой функционально (например, система органов терморегуляции и органов движения, органов движения и органов пищеварения и др.). Так, связь органов движения с органами опоры у животных, например, более тесная, чем органов движения с органами внутренней секреции, а у растений — между эволюцией спорангиев и гаметангиев и т. д. нет ясно выраженных функциональных соотношений. Эти системы органов относятся к разным *координационным цепям* в эволюции.

В случае эволюционного морфофизиологического изменения какого-либо члена одной координационной цепи неизбежно меняются в соответствующем направлении и все остальные звенья цепи. Те же органы и части организма, которые не принадлежат к данной координационной цепи, могут изменяться сравнительно незначительно. В целом, такое положение ведет к возможности осуществления разных темпов специализации разных систем органов в организме. Процесс эволюции, ведущий к возникновению такого положения, обычно называется *мозаичной эволюцией* (организм выступает в известной мере как мозаика систем органов), а результаты такой эволюции — гетеробатмией (эволюционной «разноступенчатостью» отдельных систем органов) [1].

---

[1] Иногда используются термины «перекрещивание специализации», «эволюционная гетерохрония признаков», «гетероэпистазия».

Гетеробатмия ярче выражена у растений, у которых связи между отдельными частями особи, как в онтогенезе, так и в филогенезе, проявляются слабее, чем у животных. При этом особенно четко гетеробатмия проявляется у самых «примитивных» представителей крупных групп. Например, представители сем. Trochodendraceae и Tetradendraceae имеют очень примитивную, лишенную еще настоящих сосудов, проводящую систему, однако цветки в этих семействах обладают высокой степенью специализации. Магнолиевые, напротив, обладают очень примитивным строением цветков, но очень «продвинутым» эволюционно строением проводящей системы.

Принцип компенсации. Принцип компенсации органов и функций также отражает сложные отношения, складывающиеся в процессе сопряженной эволюции отдельных органов и внутри системы органов. Часто оказывается, что при приспособлении какого-либо вида меняется лишь одна из частей системы органов, тогда как бо́льшая часть органов данной системы оказывается неизменной. Например, у ряда грызунов специализация к определенному образу жизни затрагивает в основном особенности строения желудка и, в меньшей степени, строение зубной системы. У других видов этой же группы млекопитающих приспособление может пойти в основном по пути изменения зубной системы (при меньших трансформациях кишечной трубки).

В процессе эволюции происходит как бы компенсация изменения одной части органа или системы сохранением неизменными других частей.

Велико эволюционное значение этого принципа изменения органов для сохранения потенций развития в иных, отличных от современных, направлений. В самом деле, даже при сравнительно глубокой специализации того или иного вида к определенным условиям существования, в каждой системе органов остаются «резервы» не затронутых специализацией структур, которые могут быть использованы при изменении направления естественного отбора.

Значение принципов гетеробатмии и компенсации в понимании особенностей макроэволюции очень велико. Эти принципы предостерегают от упрощенной реконструкции путей филогенеза той или иной группы лишь на основании сопоставления строения отдельных органов или систем органов, так как разные органы и системы дают разную картину эволюционной продвинутости. Другое и более широкое значение принципа гетеробатмии состоит в том, что он позволяет более глубоко представить эволюционные возможности изменения той или иной организации в самых разных направлениях.

Принципы гетеробатмии и компенсации в конечном итоге также основаны на мультифункциональности органов и их способности изменять выражение той или иной функции количественно. Эти основные эволюционные характеристики органов оказываются исходными и для процесса редукции органов.

Проблема редукции органов

Если бы у современных организмов существовали все те органы, которые были в прошлом у их прямых предков, то трудно было бы представить возможность функционирования такого гипотетического конгломерата. Совершенно ясно, что очень много органов, раньше вполне развитых, исчезло в процессе эволюции. *Редукция* органов — один из наиболее обычных процессов, сопровождающих морфофизиологические эволюционные преобразования организмов.

Каковы же эволюционные характеристики редуцирующихся органов? Прежде всего, эти органы отличаются недоразвитием (по сравнению с тем, что имеется у предковых или ближайших родственных форм), выражающимся обычно в уменьшении размеров и упрощении строения (см. гл. 2). Замедлены у таких органов гистологическая дифференцировка и рост в течение онтогенеза.

Эволюционные изменения органов по пути редукции могут идти (обычно) посредством выпадения конечных стадий онтогенеза. Другой путь редукции — посредством резкого и быстрого обратного развития органа (инволюции) после, казалось бы, нормальной закладки.

Процесс редукции органов оказывается одной из специальных эволюционных тенденций в филогенезе. Определяет его направление процесс естественного отбора: изменение направления отбора позволяет накапливаться мутациям, рано или поздно разрушающим любую, от самой сложной до самой простой, структуру. Макроэволюция по пути редукции органов и структур осуществляется посредством типичных микроэволюционных процессов.

Темпы эволюции органов и признаков

В предыдущей главе подчеркивалось, что темпы эволюции можно рассматривать как скорость эволюции отдельных форм в целом (видов, родов, семейств и т. д.) и как скорость эволюции отдельных признаков и структур. Скорость эволюции отдельных признаков и органов иногда может быть практически более важной характеристикой. Например, важно знать, как быстро у того или иного вида может возникнуть невосприимчивость (резистентность) к применяемым химическим препаратам: к инсектицидам — у насекомых, к дефолиантам — у растений, к лекарственным препаратам — у человека и т. д.

Скорость эволюции отдельных органов, естественно, тесно связана со скоростью эволюции вида в целом; возникновение или значительное изменение органа всегда является видовым признаком и обычно связано с процессом видообразования. Поэтому *скорость эволюции органов практически должна быть близка к скоростям образования новых видов* (т. е. должна исчисляться сотнями и тысячами поколений). По-иному обстоит дело со скоростью

образования отдельных новых признаков в популяциях или их группах. На протяжении жизни всего лишь нескольких поколений отдельные популяции березовых пядениц (*Biston betularia*) приобрели признак меланизма; с такой же скоростью распространяются внутри вида многие другие признаки: нечувствительность к варфарину у крыс, устойчивость к ДДТ у ряда видов насекомых и др. Интересно, что скорость эволюции любого признака или группы признаков, как показывает палеонтологический материал, может значительно изменяться на разных этапах эволюции всей группы, и при этом темпы эволюции разных признаков могут быть как сходными, так и совершенно различными.

Интересен вопрос относительно скорости эволюции количественных признаков (например, размеров тела и его частей). Для измерения скорости эволюции таких признаков предложен показатель названный *«дарвином»*: один «дарвин» соответствует изменению среднего значения — уменьшению или увеличению — данного признака на 1% за тысячу лет. Этот показатель достаточно условный, так как учитывает не число поколений (более фундаментальную эволюционную характеристику), а астрономическое время. Однако и он дает возможность некоторых сопоставлений. Так, темп эволюции многих признаков, касающихся размеров тела и скелета, составлял для млекопитающих от десятых долей до нескольких десятков дарвинов (Дж. Холдейн).

Скорость эволюции отдельных признаков в популяциях, так же как и скорость эволюции целых структур и органов, зависит от многих факторов: численности особей в популяциях, числа популяций внутри вида, продолжительности жизни поколения. Однако скорость эволюции слонов, отличающихся не особенно быстрой сменой поколений, как показывают палеонтологические данные, по многим признакам гораздо выше, чем скорость эволюции дрозофилы, имеющей целый ряд поколений в течение одного года. Можно сказать, что любые самые сложные факторы первично окажут свое воздействие на скорость изменения популяции и вида посредством изменения давления элементарных эволюционных факторов: мутационного процесса, волн жизни, изоляции и, главное, — естественного отбора.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Две фундаментальные морфофизиологические характеристики органов и функций — мультифункциональность органов и количественное изменение функции — предпосылки всех преобразований органов и функций.

Обычно при анализе эволюционных изменений отдельных органов и функций разные принципы морфофизиологических преобразований взаимно переплетаются и выделить их «в чистом виде» трудно. При этом очевидна связь процессов преобразования функций с процессами преобразования органов: в основе всех преобра-

зований органов в процессе эволюции лежат процессы смены функций в широком смысле.

Процессы макроэволюции, выражающиеся в перестройках органов, тесно и неразрывно связаны с процессами микроэволюции и в конечном счете определяются изменениями популяций и видов, т. е. процессами, идущими под направляющим действием естественного отбора. Существо этих процессов всегда состоит в возникновении и изменении адаптаций — в адаптациогенезе.

ГЛАВА 15 ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА

Эволюционные изменения ведут не только к образованию и вымиранию видов, прогрессу и регрессу, но и к перестройке индивидуума, его онтогенетического развития. *Онтогенез — развитие особи с момента образования зиготы или другого зачатка до естественного завершения ее жизненного цикла* (до смерти или прекращения существования в прежнем качестве). *Онтогенез — один из основных феноменов жизни на нашей планете.* Онтогенез — процесс развертывания, реализации наследственной информации, заложенной в зародышевых клетках. Он возникает в процессе эволюции одновременно с возникновением первых дискретных живых существ, с возникновением кода наследственной информации. Без возникновения онтогенеза эволюция жизни была бы немыслима или она остановилась бы на стадии «примитивной и бессмертной» слизи, однородного сгустка.

Филогенез немыслим без изменения отдельных особей в онтогенезе, поскольку филогенез, образно говоря, цепь или поток генетически связанных между собой онтогенезов — циклов индивидуального развития особей. Онтогенез — не только результат филогенеза, но и его необходимая предпосылка. В ходе онтогенеза практически осуществляются перестройки, ведущие к преобразованию филогенеза. Все это и определяет исключительную важность изучения проблемы соотношения онто- и филогенеза для понимания эволюционного учения.

В современной биологии изучение онтогенеза ведется с разных позиций и с применением различных методов. Значительное место занимает изучение закономерностей дифференциации, роста и морфогенеза организмов в ходе их индивидуального развития. Огром-

ный вклад в эти исследования внесли К. М. Бэр, А. О. Ковалевский, И. И. Мечников, В. Ру, И. Н. Горожанкин, Е. Страсбургер, Т. Г. Морган, С. Г. Навашин и др.

С большим успехом продолжаются они и в наши дни.

В настоящей главе основное внимание уделяется вопросам собственно эволюции онтогенеза, т. е. направлению, сложившемуся и развивающемуся под влиянием работ Ч. Дарвина, Ф. Мюллера, Э. Геккеля, А. Н. Северцова и И. И. Шмальгаузена.

Общие представления об онтогенезе

Онтогенез — неотъемлемое свойство любой особи, не зависящее от ее систематической принадлежности. Онтогенез особей различных видов неодинаков по продолжительности, темпам и характеру дифференцировок. Обычно его делят на эмбриональный и постэмбриональный периоды. У животных дифференцировками богат эмбриональный период, у растений — постэмбриональный. Каждый из этих периодов онтогенеза в свою очередь может быть подразделен на последовательные качественные этапы. Онтогенез может характеризоваться прямым развитием или развитием путем метаморфоза.

Особенности онтогенеза в разных группах. Формы проявления индивидуальности в живой природе разнообразны, неравноценен по содержанию и процесс онтогенеза у разных представителей микроорганизмов, грибов, растений и животных. У микроорганизмов онтогенез осуществляется в рамках одной клетки и продолжается от деления материнской клетки до профазы деления дочерней клетки.

С переходом к многоклеточности (Metazoa) онтогенез усложняется по форме и удлиняется во времени (рис. 77), но в процессе эволюции онтогенеза наблюдаются случаи заметного упрощения развития, связанного с возникновением более совершенных способов реализации наследственной информации. Одним из примеров такой эволюции является упрощение жизненных циклов в процессе эволюции некоторых высших растений. Очень сложны жизненные циклы у простейших, грибов и многих растений; упрощаются они у высших животных. У части растений жизненные циклы, в совокупности составляющие онтогенез, протекают с чередованием полового и бесполового поколений (смена гаплоидных и диплоидных фаз развития). Сложность жизненного цикла часто свидетельствует о примитивности организации растений, где ни гаплоидная, ни диплоидная фаза развития не достигли еще совершенства и самостоятельности в воспроизведении потомства. Поэтому чередование поколений выступает как приспособление организмов к размножению в условиях, когда разные фазы имеют ограниченные возможности для воспроизведения потомства. Отсюда не случайно, что дальнейшая эволюция привела к упрощению процессов размножения путем редукции гаметофита (см. гл. 3).

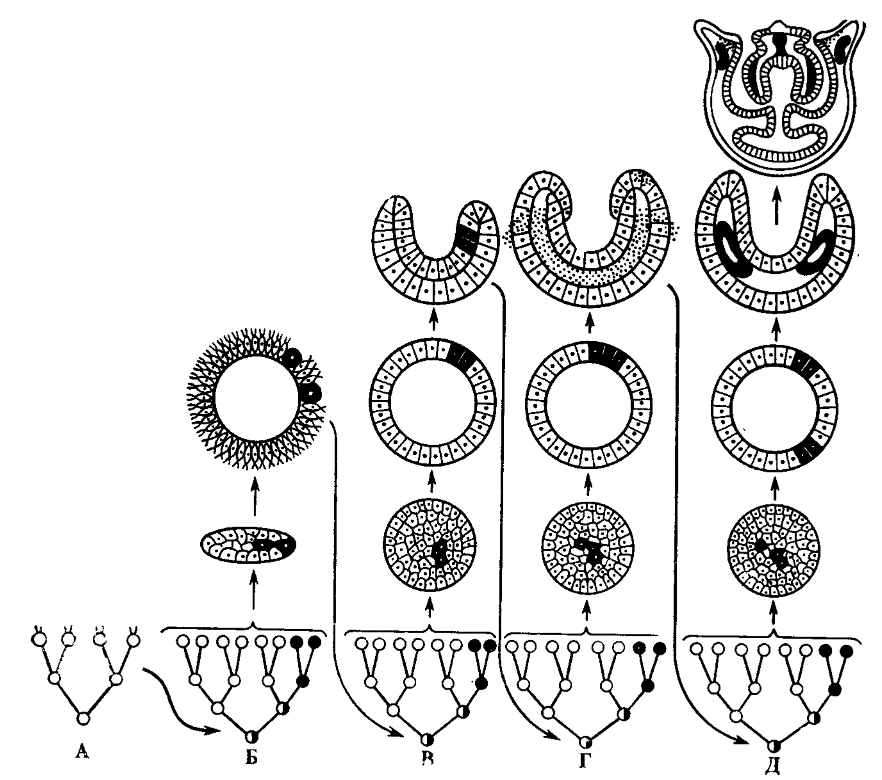


Рис. 77. Схема последовательного усложнения онтогенеза многоклеточных в процессе эволюции. *А* — размножение свободно живущих одноклеточных; *Б* — онтогенез колонии одноклеточных типа *Volvox* (происходит дифференцировка клеток на половые (зачернено) и соматические); *В* — онтогенез многоклеточного организма типа гидры (прибавляются стадии бластулы и гаструлы); *Г* — онтогенез первичного двустороннесимметричного животного (прибавляется мезодерма); *Д* — онтогенез высшего двустороннесимметричного многоклеточного (по А. Н. Северцову, 1935)

С упрощением жизненного цикла качественно меняется весь процесс онтогенетического развития. Одним из последствий упрощения жизненного цикла являются переход от гаплоидной фазы развития к диплоидной и от развития с *метаморфозом* (например, у амфибий) к прямому развитию (у рептилий и других высших позвоночных). При *прямом развитии* новорожденное животное обладает всеми чертами организации взрослого существа, но уступает последнему лишь размерами. Развитие с метаморфозом идет через ряд личиночных стадий; из яйца выходит личинка, которая обретает черты взрослого животного путем сложного превращения. Переход от метаморфоза к прямому развитию — один из важнейших итогов последних этапов эволюции жизни на Земле.

У представителей разных царств, типов, классов и т. д. онтогенез отличается и по масштабам дифференциации; у таких докле-

точных форм, как вирусы и фаги, нет самостоятельного онтогенеза. Их жизнь невозможна вне организма хозяина: бактерии, растения или животного, что в основном и определяет сравнительную простоту организации вирусов и фагов. Онтогенез у одноклеточных примитивен в смысле процессов дифференциации. У растений процессы дифференциации в онтогенезе растянуты и не ограничены периодом эмбрионального развития в собственном смысле этого слова. Закладка метамерных органов у растений происходит в течение всего онтогенеза. У животных процессы дифференциации и органообразования ограничены преимущественно эмбриональным периодом. Процессы гисто- и морфогенеза у растений к тому же протекают менее сложно и касаются меньшего числа органов и структур.

Онтогенетическая дифференцировка. Для онтогенеза многоклеточных характерно наличие последовательной дифференцировки. *Онтогенетической дифференцировкой называется процесс постепенного нарастания структурного и функционального разнообразия в ходе развития исходного зачатка* (зиготы, почки) *и специализации образующихся при этом структур.* Наиболее интенсивен процесс дифференцирования на ранних этапах онтогенеза. Дифференциация способствует расширению нормы реагирования организмов на условия среды, повышает устойчивость организма путем нарастания функционального разнообразия структур. Все филогенетические дифференцировки основаны на дифференцировках в онтогенезе. Любые адаптации организма непосредственно (или опосредованно) связаны с онтогенетическими дифференцировками, выражаясь в том или ином изменении онтогенеза особей составляющих вид.

Проявление онтогенетических дифференцировок легко наблюдается при развитии оплодотворенной яйцеклетки (зиготы). В общих чертах у растений и животных можно различить несколько этапов онтогенеза: эмбриональное развитие, период роста, период зрелости (размножения), период старости. Любой из указанных этапов онтогенеза в свою очередь может быть подразделен на более дробные стадии, которые отличаются спецификой проявления у разных видов. Так, самые ранние этапы развития у животных делятся на стадии 2, 4, 8... 64 бластомеров, морулы, бластулы, гаструлы, нейрулы, закладки и образования органов и т. д. Эмбриогенез у амфибий делится на зародышевый и личиночный периоды, а у высших позвоночных — на зародышевый, предплодный и плодный периоды. У растений в эмбриональном развитии выделяются такие этапы, как подвеска, предзародышевый, зародышевый и т. д.

Подытоживая краткие сведения об онтогенезе, можно заметить, что в процессе эволюции органического мира возникают все более сложные онтогенетические дифференцировки, упрощаются жизненные циклы и осуществляется переход к прямому развитию и к прогрессивному обособлению индивидуума как целого. В эволюции онтогенеза важную роль сыграло возникновение *полового процесса* и связанные с ним *диплоидия* и *гетерозиготность*, во мно-

гом определившие возможность удлинения продолжительности онтогенеза, усложнения процессов соматической дифференцировки. После общих замечаний об онтогенезе рассмотрим основные тенденции, проявляющиеся в ходе эволюции онтогенеза.

Целостность онтогенеза

Особь всегда развивается как целое. *Структурная и функциональная целостность особи основана на взаимодействии онтогенетических дифференцировок.* Онтогенетические дифференцировки (в отличие от филогенетических) никогда не приводят к изоляции разных структурных компонентов целого — особи. Этапы онтогенетической дифференцировки взаимосвязаны и дополняют друг друга, предыдущие этапы служат основой для последующих. В ходе эволюции наблюдается *интеграция* организма — установление все более тесных динамических связей между его структурами. Этот принцип отчасти отражается и в ходе эмбриогенеза.

Особь никогда не представляется мозаикой частей и органов, а является специфически реагирующим целым (И. И. Шмальгаузен). Любой бластомер при сохранении связи с другими бластомерами развивается как часть целого. Но при отделении одного бластомера на ранних стадиях и искусственном выращивании его он может дать начало новому организму. По прошествии же нескольких делений функциональные связи между отдельными бластомерами настолько усложняются, что отдельно взятый бластомер уже не способен дать начало новому организму.

В процессе онтогенетической дифференциации частей между ними устанавливаются все новые и новые связи. Например, образование гаструлы у позвоночных приводит к формированию экто- и эндодермы, их активное взаимодействие дает начало нервной трубке, хорде и т. д.; последние, в свою очередь, играют роль индукторов при закладке других органов. Нарушение одного из звеньев дифференцировки приводит к дефектам развития в онтогенезе. Отсюда, ясна необходимость протекания предыдущих этапов онтогенеза для реализации последующих стадий онтогенетических дифференцировок.

Для углубления представлений о целостности онтогенеза в индивидуальном и историческом развитии важное значение имеет рассмотрение роли корреляций и координаций в формообразовательных процессах. Наибольшее развитие учение о корреляциях и координациях получило в трудах И. И. Шмальгаузена.

Корреляции. *Усиление функциональной и структурной взаимозависимости между органами развивающегося организма, при котором изменения в одних органах приводят к изменениям в других, называется корреляцией, а связи между такими органами — коррелятивными.*

Корреляции между органами проявляются в различных формах. Исходными в процессах индивидуального развития являются *ге-*

номные корреляции, основанные на взаимодействии и сцеплении генов в генотипе. Примеры геномных корреляций многочисленны: горох с пурпурными цветами имеет красные пятна в пазухах листьев и серую семянную кожуру; развитие очень короткого клюва у голубей (турман) сопровождается развитием оперения на ногах; окраска подсемядольного колена у сеянцев яблони связана с окраской плодов; скороспелость у злаков — с низкой урожайностью и т. д. Геномные корреляции обусловливают сцепленное развитие многих признаков и тем самым объясняют возможность закрепления признаков, непосредственно не имеющих приспособительного значения (на эту возможность обращал внимание еще Ч. Дарвин).

Морфогенетические корреляции основаны на взаимодействии клеток или частей в процессе их дифференциации в эмбриогенезе. Наличие взаимодействия развивающихся частей доказано тончайшими опытами по пересадке участков развивающегося зародыша на ранних стадиях эмбриогенеза. Так, Г. Шпеман на стадии гаструляции у зародышей тритонов (*Triton taeniatus, Tr. cristatus*) производил обменную пересадку двух участков: кусочек медуллярной пластинки (из нее обычно формируется нервная трубка) пересаживал в эктодерму (из которой в норме развивается кожа). С другой стороны, кусочек эктодермы был пересажен в зону медуллярной пластинки. На развитие пересаженной ткани большое влияние оказывали окружающие клетки. Из кусочка эктодермы, пересаженного в полость гаструлы (на месте медулярной пластинки), дифференцировалась не кожа, а нервная трубка. Точно так же кусочек медуллярной пластинки, пересаженный в эктодерму, участвовал и в образовании кожи, как и окружающие его клетки. Геномные и морфогенетические корреляции подвергаются шлифовке *эргонтическими* (от греч. «ergon» — работа) функциональными корреляциями.

Наличие разных форм корреляций, действующих взаимосвязанно, имеет большой биологический смысл для обеспечения онтогенетических дифференцировок. Эти корреляции, контролируя друг друга по результатам, обеспечивают нормальное протекание формообразовательных процессов в онтогенезе. Именно система корреляций определяет и судьбу мутаций. Любая мутация в той или иной степени оказывает влияние на формообразовательные процессы. Поэтому в процессе онтогенеза смогут реализоваться лишь те мутации, которые первоначально ведут к небольшой перестройке системы корреляций. Обычно это наблюдается при мутационных изменениях, не ведущих к резкому нарушению морфогенетических корреляций.

Как развитие новых органов, так и редукция и рудиментация старых начинаются с нарушения процессов нормальной дифференцировки. Мутации, приводящие к задержке развития индуктора или преждевременному развитию реагирующей ткани, нарушая сложившиеся морфогенетические корреляции, отражаются на ходе дифференцировки органа.

Координации. Целостность организма предполагает согласованное изменение его органов и частей не только в онтогенезе (корреляции), но и в филогенезе. *Сопряженное изменение органов в историческом развитии называется координациями.*

Координации делятся на топографические, динамические и биологические.

Топографические координации — сопряженное изменение органов, связанных между собой морфогенетическими корреляциями. При этом органы, граничащие между собой пространственно, как правило, бывают связаны функционально. Например, изменение положения, величины и формы черепной коробки оказывает влияние на положение, величину и форму головного мозга. Увеличение размеров глаз ведет к увеличению глазниц, а размеры последних оказывают влияние на облик основания черепа.

Динамические координации — изменение соотношений между органами, обусловленное эргонтическими корреляциями. Например, существует зависимость между степенью развития органов чувств и их центров в головном мозге животных, между развитием крыла птиц и развитием грудных мышц, их кровоснабжения и инервации, высоты киля грудины. Факты динамических координаций свидетельствуют о согласованности наследственных изменений органов и их систем.

Биологические координации — эволюционные изменения в органах, непосредственно не связанных между собой корреляциями. Но тем не менее, отбор ведет к согласованному их изменению ввиду важности для обеспечения жизни организма. Например, форма зубов связана с формой челюстного сустава и развитием челюстной мускулатуры. Развитие клыков и зубов у хищников координировано с развитием височной мышцы и образованием челюстного сустава. Приспособительное значение таких согласованных изменений для питания определенной пищей не вызывает сомнения. У животных, передвигающихся на четырех ногах, наблюдается соответствие между длиной передних и задних конечностей, между длиной конечностей и длиной шеи, что важно для передвижения и добывания пищи. У змей одновременно с редукцией конечностей произошло удлинение тела (приспособление к передвижению). У китообразных редукция волосяного покрова привела к развитию подкожного слоя жира (приспособление к терморегуляции в водной среде). Биологические координации разнообразны, и с изменением условий среды одни из них разрушаются, а другие складываются заново.

Координации и корреляции связаны между собой, последние служат основой для первых. Корреляции касаются морфофизиологических взаимозависимостей формообразования в индивидуальном развитии, тогда как координации складываются исторически как приспособительная норма вида. Эволюция системы корреляции приводит к усилению целостности особи в историческом развитии. Это видно и на примере явлений эмбрионизации и автономизации онтогенеза.

Эмбрионизация онтогенеза

Эмбрионизация онтогенеза — это возникновение в процессе эволюции способности к прохождению значительной части стадий зародышевого развития под защитой материнского тела или специальных (семенных или яйцевых) оболочек. Как уже указывалось, эмбриональное развитие — не изначальное свойство живого, а результат эволюции. Эмбрионизация при этом отражает тенденцию развития все более усложняющегося зародыша в более защищенной и постоянной внутренней среде (табл. 8).

Таблица 8

Изменения, связанные с эмбрионизацией онтогеиеза у животных и растеиий

Признаки эмбрионизации	Животные	Растения
Защита зародыша	Формирование яйцевых оболочек, снабжение яиц запасами пищи, замена мелких яиц крупными	Формирование семянной кожуры, снабжение вегетативного зачатка и зародыша питанием, замена мелких семян крупными
Забота о потомстве	Насиживание яиц, вынашивание детенышей, строительство гнезд, передача индивидуального опыта потомству и т. д.	Защита семени завязью (будущим плодом), развитие вегетативного зачатка под «опекунством» материнского организма
Упрощение циклов развития	Переход от развития с метаморфозом к прямому развитию; педоморфоз (неотения)	Редукция гаметофита и усиление роли спорофита; неотения
Усиление роли внутренней среды	Плацентарность, амнион, аллантоис, живорождение	Переход к развитию зиготы в зародышевом мешке

В приспособительном значении эмбрионизации можно убедиться на примере эволюции разных типов эмбрионального развития у животных: свободно-личиночного, неличиночного и вторично-личиночного. Первичным в эволюции является свободно-личиночный тип развития, характерный для животных, откладывающих мелкие яйца с небольшим запасом желтка (кишечнополостные, губки, полихеты, ракообразные, пресноводные костистые рыбы, амфибии). Личинка у этих животных свободная и может существовать самостоятельно. При переходе к образованию крупных яиц, содержащих больше желтка, личиночный тип сменяется неличиночным развитием (головоногие моллюски, свободно живущие морские черви,

акулы, миксины, некоторые земноводные, рептилии, птицы, яйцекладущие млекопитающие). При неличиночном развитии зародыш долгое время находится под защитой яйцевых оболочек, потребляя запасы пищи из яйца. В приспособлении позвоночных к наземным условиям большое значение имел переход к неличиночному развитию. У рептилий и птиц, по сравнению с амфибиями, эмбрионизация онтогенеза усиливается и приводит к освобождению начальных стадий развития от водной среды путем создания необходимых условий для развития зародыша в яйце. Запасы пищи в яйце увеличиваются, формируется амнион, аллантоис и сероза, изменяются способ дробления и некоторых стадий развития самого зародыша. Все это определяет возможность развития более сложного зародыша, и вылупившиеся из яйца особи у птиц и рептилий обычно оказываются способными к активной самостоятельной жизни.

В условиях, когда зародыш развивается в теле особи другого вида (при паразитизме) или в теле матери и когда отбор идет на увеличение числа мелких яиц, вновь происходит переход от неличиночного к вторично-личиночному типу развития (немертины, пиявки, дождевые черви, жуки, муравьи, скорпионы, сальпы, сумчатые и плацентарные млекопитающие). Вторично-личиночный тип по своим биологическим возможностям отличается от первично-личиночного развития большей приспособленностью и упразднением сложных процессов метаморфоза (см. табл. 8).

В целом, эмбрионизация онтогенеза у животных и растений сопровождается многими изменениями и приводит к усилению роли внутренней среды в развитии зародыша и эмансипации его от внешней среды. Одним из важных результатов эмбрионизации является быстрое и экономное развитие сложного зародыша. В силу защищенности зародыша и сложности системы морфогенетических корреляций эмбриональное развитие более консервативно и устойчиво, чем постэмбриональное. Консервативность эмбриональных стадий, видимо, обезвреживает эффект малых мутаций, а при возникновении мутаций, выходящих за пределы допустимых пороговых уровней, способствует элиминации их носителей. Так, эмбрионизация способствует усилению целостности онтогенеза в эволюции.

Неотения

Процесс, ведущий к своеобразному недоразвитию особи в эволюции и раннему наступлению половой зрелости (омоложению), называется неотенией. При неотении особи приобретают способность к размножению на сравнительно ранних стадиях онтогенеза. Для неотенических форм характерно преждевременное созревание. Особи, достигающие половой зрелости, сохраняют при этом ювенильный облик.

Неотения бывает *постоянной* и *факультативной.* У обыкновенного аксолотля (*Ambistoma mexicanum*) личинки, не претерпевая

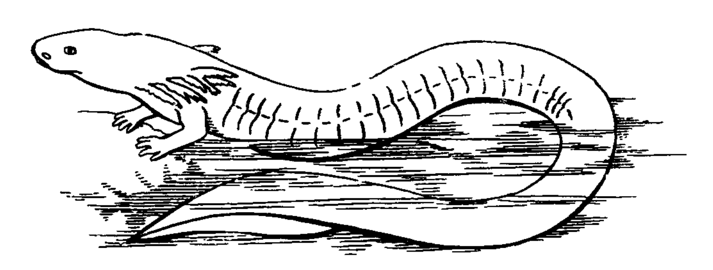


Рис. 78. Постояннножаберная амфибия сирена (*Sirena lacertina*), живет только в водной среде, утратив способность к метаморфозу. Пример неотении (из И. И. Шмальгаузена, 1969)

метаморфоза, становятся половозрелыми. Они всю жизнь могут сохранять наружные жабры и хвостовой плавник, хотя аксолотль еще не потерял способности к метаморфозу. У постояннножаберных амфибий, в том числе у сирены (*Sirena lacertina*), способность к метаморфозу полностью утрачена и половозрелость всегда наступает в личиночной стадии (рис. 78), что закреплено наследственно.

Неотения могла иметь исключительную роль в эволюции крупных систематических групп. Предполагается, что путем неотении насекомые произошли от личинок многоножек, хордовые — от личинок иглокожих, травянистые растения — от древовидных. Происхождение травянистых растений путем неотении не вызывает сомнения. Травы возникли путем ярусной неотении, т. е. выпадения стадии верхних ярусов и передачи функции размножения нижним (первоначально ювенильным) ярусам древовидных форм. У трав ювенильные признаки деревьев закреплены как дефинитивные (окончательные). Этот процесс в данном случае способствовал сокращению продолжительности жизненного цикла, ограничению вторичного роста и уменьшению камбиальной активности трав, по усилению функции размножения. Травы, видимо, возникли как жизненные формы, приспособленные к суровым условиям высокогорья или к аридному климату, где сокращение срока жизни и увеличение репродуктивной способности очень важны. Косвенно это подтверждается тем, что среди примитивных покрытосеменных (Magnoliales, Trochodendrales) травянистые формы встречаются редко, тогда как в филогенетически молодых ветвях (Asterales, Lamiales, Poales) это господствующие формы.

Важным эволюционным последствием неотении является «снятие» результатов узкой специализации (см. гл. 14). При неотении происходит утрата взрослых и, как правило, более специализированных этапов онтогенеза.

В свою очередь это облегчает возможность образования новых приспособлений в изменившихся условиях среды. Следовательно, неотения способствует повышению эволюционной пластичности группы.

Итак, важнейший результат эволюции жизни — усиление эмбрионизации онтогенеза. Усиление эмбрионизации привело к бо́льшей защите процессов размножения и стабилизации развития в онтогенезе, но еще большую устойчивость процесс развития получает при автономизации онтогенеза.

Автономизация онтогенеза

В процессе эволюции онтогенеза происходит возникновение разнообразных регуляторных механизмов и повышение устойчивости онтогенетического развития в целом.

Наблюдается постепенное сокращение детерминирующей роли физических факторов внешней среды в индивидуальном развитии. В процессе эволюции постоянно повторяющиеся факторы среды из факторов детерминирующих развитие превращаются в источники энергии или в условия нормального развития. Организм постепенно «освобождается» от влияния случайных и кратковременных изменений среды; в процессе эволюции он становится все более автономным.

Повышение устойчивости индивидуального развития делает его независимым от разрушающих влияний внешней среды. *Процесс возникновения относительной устойчивости развития называется* ***автономизацией онтогенеза в ходе эволюции.***

Результат автономизации онтогенеза проявляется при сравнении развития разных видов животных и растений в одинаковых условиях. Так, в инкубаторе при совершенно одинаковых условиях из яиц разных видов птиц развиваются птенцы с особенностями, характерными для вида. Автономизация онтогенеза выявляется и в сохранении постоянной температуры тела у теплокровных животных при широких колебаниях температуры окружающего воздуха. Почти сходное есть и в развитии растений. У птицемлечника (*Ornithogalum woronowii*) и безвременника (*Colchicum laetum*) закладка зачатков цветов в естественных условиях обычно наступает при температуре почвы 25—20° С. Однако у них этот процесс может протекать и при значительных двусторонних отклонениях температуры от оптимума.

Результаты автономизации онтогенеза закрепляются отбором и в последующем выступают как развитие по унаследованной программе. Внешняя среда вносит свои коррективы в индивидуальное развитие, но их характер всегда определяется наследственной программой, ее нормой реагирования. Известно, что водный лютик (*Ranunculus delphinifolius*) и стрелолист (*Sagittaria sagittifolia*) формируют различные листья под водой и в воздушной среде (рис. 79). В свое время Ж. Ламарк использовал этот пример для доказательства изначально адекватного изменения организмов под влиянием условий внешней среды. Однако впоследствии выяснилось, что фактором, определяющим развитие «подводных» листьев, является не водная среда, а затемнение: «пусковым механиз-

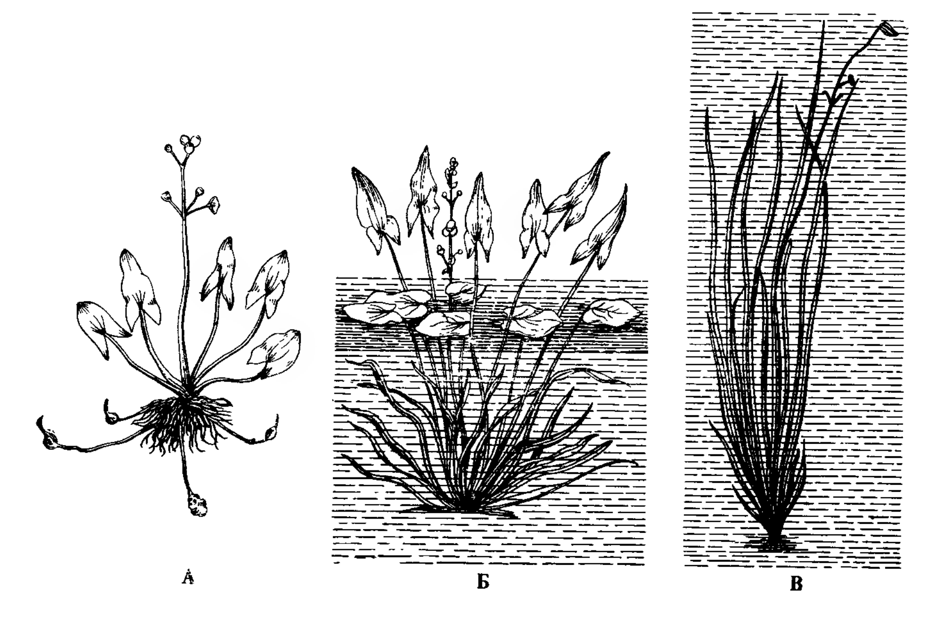


Рис. 79. Стрелолист (*Sagittaria sagittifolia*) формирует разные по форме листья при развитии на суше (*А*) и в воде (*Б, В*) (по Б. Уоллес и А. Щрб, 1964).

В наследственной программе закодирована возможность развития в том и другом направлении; «пусковым механизмом» для развития «водной» формы листьев служит затенение, а не непосредственное действие воды

мом», определяющим реализацию того или иного варианта в пределах наследственно обусловленной нормы реакций, была закреплена интенсивность света (погруженные в воду листья всегда менее освещены). Поэтому если водный лютик будет развиваться на суше в полутемном помещении, то листья у него будут такими же, какими бывают под водой. Многие растения имеют «световые» и «теневые» листья.

У рачка *Artemia salina* с изменением солености воды меняется форма члеников. Во всех подобных случаях возможные пределы изменения не случайны, а определяются генотипом, его индивидуальной наследственной программой развития — нормой реакции (см. гл. 8).

Часто для реализации в онтогенезе унаследованной программы требуется наличие лишь минимума внешних условий. Так, развитие зародыша у птиц происходит даже при наличии температуры ниже оптимума. Образование хлорофилла у растений идет даже при коротких световых вспышках.

У многих растений индукция цветения наступает при действии минимума благоприятных условий (фотопериод, низкие температуры, минеральное питание).

Индивидуальное развитие, зависимое от минимума интенсивности внешних условий, называется авторегуляторным развитием.

При таком развитии роль большинства изменений внешних условий сводится к «пуску» внутренних механизмов морфогенеза. Это происходит в тех случаях, когда за долгую эволюцию отбор бывает направлен на установление связи развития организма с частыми колебаниями физических условий среды. С появлением авторегуляции устойчивость онтогенеза в целом возрастает и он может протекать даже при неблагоприятных условиях.

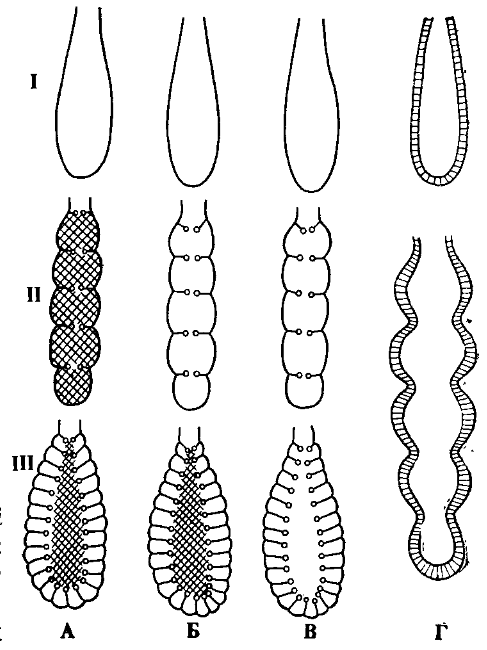


Рис. 80. Схема развития легких. *А* — аксолотль (*Siredon*); *Б* — чесночница (*Pelobates*); *В* — жаба (*Bufo*); *Г* — ящерица (*Lacerta*). *I—III* — стадии развития (по А. А. Машковцеву, 1936).

Двойной штриховкой показаны структуры легкого, дифференцирующиеся лишь под влиянием дыхания. У жабы и ящерицы дифференцировка легкого идет до начала функционирования (пример автономизации онтогенеза)

В идеальном случае *автономизация онтогенеза сопровождается полной заменой внешних факторов развития внутренними.* Примером может служить процесс развития легочных альвеол у позвоночных (рис. 80). У аксолотля альвеолы развиваются после растяжения легочных мешочков воздухом, т. е. после начала дыхания воздухом. У личинок лягушек до начала воздушного дыхания имеет место первичная фрагментация ткани легкого на альвеолы. У более приспособленных к наземным условиям жаб до периода воздушного дыхания альвеолярная структура развивается еще сильнее, чем у лягушек. У рептилий и млекопитающих легочные структуры формируются на более ранних стадиях эмбриогенеза задолго до их функционирования.

В процессе эволюции регуляторные механизмы индивидуального развития меняются и совершенствуются. На высших ступенях эволюционной лестницы процесс онтогенеза достигает максимальной устойчивости и это является важным приспособлением к нивелировке влияний случайных и кратковременных изменений факторов среды.

Автономизация онтогенеза — один из наиболее ярких путей эволюции, но возможность возникновения в онтогенезе изменений, способных перестроить унаследованную программу, не исключена. Именно эти наследственные изменения, возникающие в цепи отобранных онтогенезов, формируемых отбором в ряду поколений, являются элементарным эволюционным материалом (см. гл. 8) и служат основой перестройки филогенетического развития.

Эволюционные изменения в онтогенезе могут происходить на ранних, средних и поздних стадиях эмбрионального развития. Среди них различают изменения типа *архаллаксисов* (от греч. «arche» — начало + «allaxis» — обмен), *девиации* (от лат. «deviatio» — уклонение средних стадий) и *анаболии* (от греч. «anabole» — подъем, надставка к конечным стадиям).

Анаболия — *эволюционное изменение формообразования на конечных стадиях эмбриогенеза*. Такие изменения широко распространены в онтогенезе и ведут к удлинению развития какого-либо органа или структуры. С каждой новой анаболией прежние конечные стадии развития зародыша как бы передвигаются в глубь онтогенеза. Например, изменения в строении скелета позвоночных, дифференцировке мышц и в распределении кровеносных сосудов связаны с надставками на поздних стадиях развития. Так, развитие грудных плавников у морского петуха (*Trigla pastinaca*) в начале происходит как и у других близких видов рыб, а затем происходит анаболия — передние три луча разрастаются и отрастают как пальцеобразные придатки (рис. 81).

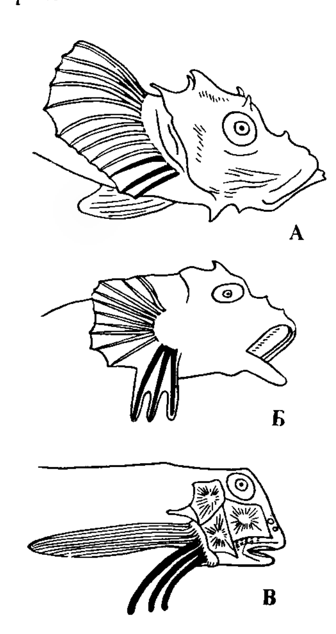


Рис. 81. Пример эволюционных преобразований в онтогенезе посредством анаболии. Развитие грудных плавников у морского петуха (*Trigla pastinaca*). *А* — крупный малек с плавниками типичного для бычков строения (все лучи соединены между собой перепонкой); *Б* — более крупный малек, у которого наметилось обособление трех первых лучей в плавнике; *В* — взрослая тригла с тремя пальцеобразными придатками в передней части грудного плавника (по А. Н. Северцову, 1939)

Анаболии встречаются и у растений. Так, например, полагают, что крыловидные выросты у семян многих растений образовались как анаболии, связанные с возобновлением роста тканей завязи или чашелистиков на конечных стадиях формирования семян.

Девиация — *эволюционное уклонение в развитии органа на средних стадиях формирования в процессе онтогенеза*. Примером девиации может служить развитие чешуй у акуловых и рептилий (рис. 82). Закладка чешуй у тех и других начинается с местного уплотнения нижнего слоя эпидермиса и скопления под ним соединительной ткани в виде сосочка. У акуловых сосочек по мере роста на средних стадиях эмбриогенеза образует зубец чешуи. В дальнейшем поверхность сосочка покрывается костным веществом, выделяемым сосочком. У рептилий же после скопления соединительной ткани под эпидермисом на средних стадиях эмбриогенеза происходит девиация — начинает-

ся процесс не окостеневания, а ороговения чешуй (приспособление рептилий к наземным условиям). Вероятно, что клубни и луковицы у растений сформировались также путем девиации из первичной эмбриональной почки.

Архаллаксис — *эволюционное изменение в начальных стадиях формообразовательных процессов или изменения самих зачатков органов.* При этом наблюдается коренная перестройка в развитии органа, отклонение в развитии предков и потомков с самого начала (см. рис. 84). Например, увеличение числа позвонков у змей, лучей плавников у некоторых видов рыб, числа зубов у зубатых китов — результат изменения числа зачатков на начальных стадиях развития.

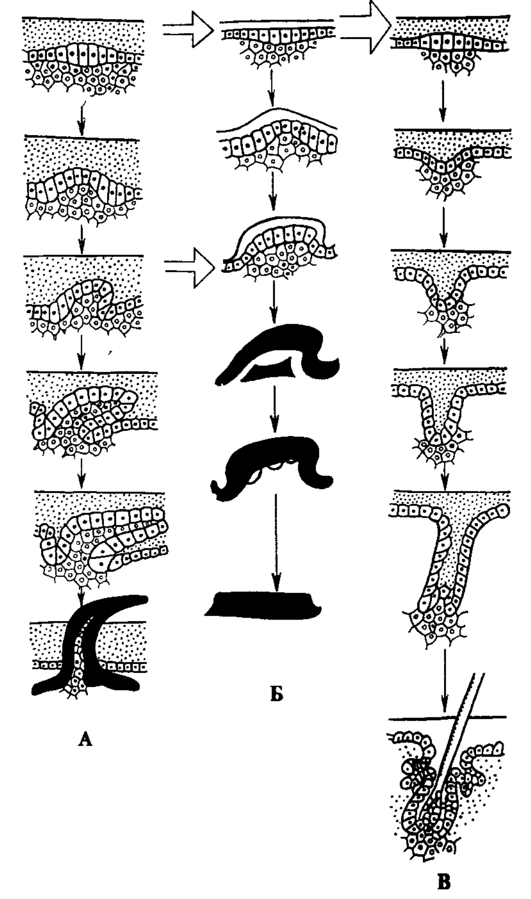


Рис. 82. Пример эволюционных преобразований в онтогенезе посредством девиации и архаллаксиса; развитие костных чешуй рыб (*А*), роговых рептилий (*Б*) и волос млекопитающих (*В*) (по А. Н. Северцову, 1939).

Одинарные стрелки — анаболия, от *А* к *Б* — девиация, от *Б* к *В* — архаллаксис. При возникновении волоса группа исходных эпидермальных клеток не выпячивается, а опускается в кожу и в дальнейшем все развитие зачатка волоса не повторяет филогенетического развития чешуй

У растений путем архаллаксисов шло, например, превращение двудольного зародыша в однодольный. Архаллаксисы — изменения на ранних этапах развития — вызывают заметную перестройку системы корреляций в онтогенезе. Вероятно, по этой причине встречаются в филогенезе реже, чем другие способы эмбриональных изменений.

Выделение указанных способов (модусов) онтогенетических изменений в значительной мере условно, т. к. они связаны взаимопереходами.

Процесс превращения мутаций в адаптации, идущий под контролем естественного отбора, затрагивает все стадии индивидуаль-

ного развития. В ходе эволюции отбор идет по целостности онтогенеза, отбираются онтогенезы, достаточно приспособленные на всех этапах развития. Другими словами, адаптационная ценность любой мутации проверяется на всех стадиях онтогенеза по ее влиянию на общий ход процессов формообразования. Формообразовательные процессы оказываются менее нарушенными при малых генных мутациях. Такие мутации, как показывают наблюдения, могут изменить любую из стадий эмбриогенеза. Поэтому эволюционные изменения в онтогенезе также могут возникать на любых этапах. Еще Ч. Дарвин и Ф. Мюллер показали, что изменения в онтогенезе в процессе эволюции могут возникать посредством *гетерохроний* (смещение времени закладки того или иного органа или структуры: акцелерация — убыстрение, и ретардация — замедление или запаздывание закладки) и *гетеротопий* (топографические смешения места закладки структуры). Например, у высших позвоночных структуры, появившиеся эволюционно позже (головной мозг, сердце и органы чувств), в эмбриогенезе закладываются раньше, чем древние структуры (пищеварительная и половая системы). В качестве примеров гетеротопий можно указать на изменение места закладки легких и плавательного пузыря, которые первично возникли из жаберных мешочков, лежащих по бокам кишечника; у потомков легкие переместились на брюшную, а плавательный пузырь — на спинную сторону кишечника. Тщательные исследования ряда форм показали, что прогрессирующие органы закладываются все более и более рано и развиваются быстрее, и, наоборот, органы, исчезающие в процессе эволюции, развиваются все медленнее, а закладка их отодвигается на более поздние стадии онтогенеза. Обычно органы, которые закладываются в онтогенезе позже, исчезают при филогенетической редукции раньше.

На каких бы стадиях ни происходили эволюционные изменения, в онтогенезе наблюдается известное повторение (рекапитуляция) развития предков. Это — результат филогенетической обусловленности индивидуального развития.

Учение о рекапитуляции

Онтогенез не только *предпосылка* филогенетического развития, но и его *результат*. По этой причине изучение путей эволюционного процесса у современных животных и растений возможно путем анализа особенностей их эмбрионального развития (см. гл. 2).

Изменения группы в филогенезе могут возникнуть лишь посредством изменений в онтогенезе. Обычно эти изменения индивидуального развития касаются поздних стадий развития. Самые же ранние стадии сохраняют значительное сходство с соответствующими стадиями развития предковых и родственных форм — *«закон зародышевого сходства»* К. М. Бэра. Таким образом, в процессе онтогенеза как бы повторяются (*рекапитулируют*) многие черты строения предковых форм: на ранних стадиях развития — более

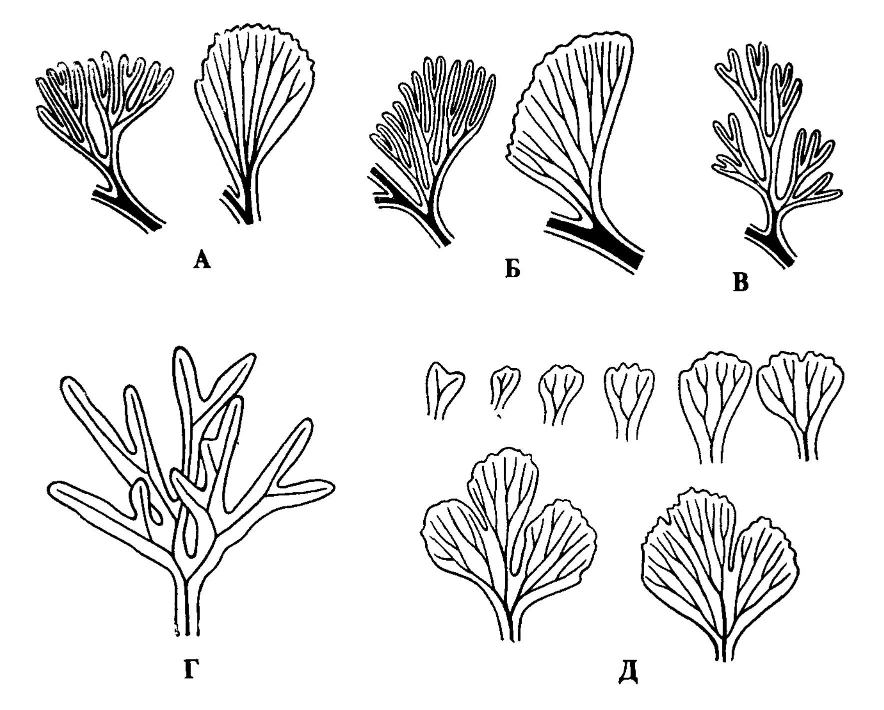


Рис. 83. Пример рекапитуляции у растений. Повторение строения листьев, характерного для вымерших папоротников у современных форм папоротников. *А, Б, В,* — листья палеозойских папоротников (*Archaeopteris, Rhacopteris* и др.); *Г, Д* — первичные листья современных форм (*Todea, Aneimia*) (из И. И. Шмальгаузена, 1969)

отдаленных предков (или более отдаленных современных родственных форм), на более поздних стадиях развития — более близких или более родственных современных форм (рис. 83). Зародыш человека на ранних стадиях развития похож на зародыш рыб, амфибий (вплоть до развития образований, напоминающих жаберные щели рыб), на более поздних стадиях развития — на зародышей других млекопитающих, на самых поздних стадиях — на плод человекообразных обезьян (см. рис. 20). Эта эмпирическая закономерность — основа учения о рекапитуляции, или *«биогенетического закона»* (Э. Геккель, 1866).

Однако в онтогенезе наблюдается не такая строгая последовательность повторения этапов исторического развития, как это следует из биогенетического закона. Так, зародыш человека никогда не повторяет взрослых стадий рыб, амфибий и рептилий, а сходен только с их зародышами. Ранние стадии эмбриогенеза отличаются консервативностью, что обеспечивает сохранение значительного сходства зародышей филогенетически далеких, но родственных форм. Возможность сохранения в эмбриональном развитии предковых структур определяется тем, что они играют прямую или

косвенную роль при формообразовании в онтогенезе. Так, хорда сохранилась не ради рекапитуляции, а служит индуктором формообразования развивающегося зародыша. Предпочка у птиц играет такую же роль в закладке настоящих почек.

Впоследствии многими исследователями и особенно А. Н. Северцовым и Г. де Биром было показано, что биогенетический закон следует уточнить: *в процессе онтогенеза могут повторяться особенности соответствующих стадий развития предковых форм* (см. рис. 83).

Несмотря на эти ограничения учение о рекапитуляции остается одним из крупнейших эмпирических обобщений, касающихся эволюции онтогенеза в целом и действенным методом филогенетических (см. гл. 2) и сравнительно онтогенетических исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эволюция жизни на Земле сопровождалась параллельной эволюцией индивидуального развития. Онтогенез шел при нарастающей дифференцировке структур и органов при одновременном возрастании интеграции. Филогенетические дифференцировки определялись онтогенетическими дифференцировками. В этом и состоит роль онтогенеза как важной предпосылки исторического развития. В то же время любая онтогенетическая наследственная дифференцировка выступает как продукт исторического развития, зависит от исторически сложившейся системы корреляций. Словом, эволюция жизни на Земле привела к возникновению теснейшей взаимообусловленности онто- и филогенеза. Эволюционные изменения в развитии группы могут возникать на любых, вплоть до самых ранних, стадиях онтогенеза, что приводит соответственно к большему или меньшему уклонению от пути онтогенетического развития, характерного для предков. Уклонения могут возникать при смещении во времени (гетерохронии) или в пространстве (гетеротопии) уже существовавших морфологических структур и других особенностей.

В основе важных макроэволюционных изменений онтогенеза лежит объективно наблюдаемая постоянная изменчивость всех, от самых простых до самых сложных, особенностей индивидуального развития. Если эти изменения не влияют на жизнеспособность нового организма отрицательно, они остаются и по генетическим законам могут быть либо переданы потомкам и проявиться в последующих поколениях, либо «скрыться» в гетерозиготном состоянии на неопределенно долгий срок.

Следовательно, *в основе макроэволюционных изменений онтогенетического развития лежат уже известные нам микроэволюционные процессы внутривидового уровня.*

Основные тенденции эволюции онтогенеза — прогрессивное нарастание сложности и интегрированности в развитии, увеличиваю-

щее целостность индивида и автономизация онтогенеза. На этом пути могут происходить усложнения и упрощения развития, эмбрионизация или любые другие специальные изменения хода онтогенеза.

Глава 16 ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПРОГРЕСС

Проблема эволюционного прогресса традиционно одна из основных в современном учении о макроэволюции. Решение ее важно для становления общего материалистического взгляда на природу. Однако едва ли найдется в эволюционной теории другая проблема, в отношении которой высказывалось бы столько противоречивых взглядов.

Анализируя палеонтологический материал (см. гл. 2), нельзя не обратить внимание на то, что развитие жизни на Земле в целом шло по пути постепенной дифференцировки и усложнения организации. Часть групп вымерла, а другие в течение миллионов лет сохраняли свою организацию без существенных изменений. В то же время широко известны факты одновременного существования многочисленных «низко» и «высоко» организованных существ.

По одному отдельно взятому, хотя и важному, признаку трудно судить о высоте организации. Даже степень дифференциации мозга не может быть надежным показателем высоты организации. Например, дельфины не уступают по строению нервной системы более высокоорганизованным существам — обезьянам. По многим другим признакам дельфины уступают высшим приматам. Поэтому при оценке «высоты» организации надо учитывать комплекс фундаментальных признаков, например, таких, как рост объема запасаемой информации, степень автономизации онтогенеза, повышение выживаемости индивидуумов, увеличение общей активности особи и т. д.

Взгляды Ч. Дарвина на прогресс носили противоречивый характер. Ч. Дарвин рассматривал прогресс как неизбежное явление в эволюции природы, связанное с усовершенствованием и постепенным «повышением организации» большей части живых существ. В то же время Ч. Дарвин подчеркивал, что естественный отбор не обязательно предполагает повышение организации и одновременное существование «низко» и «высоко» организованных существ не противоречит теории естественного отбора. Противо-

речия классического дарвинизма в понимании прогрессивного развития было разрешено путем учета *противоречивости* и *относительности* всякого развития в природе (Ф. Энгельс указывал, что «основной закон» всякого прогресса — в его относительности) и расчленения в связи с этим неопределенного и противоречивого понятия прогресса «вообще» на ряд взаимосвязанных, но лежащих несколько в разных плоскостях понятий (А. Н. Северцов, Дж. Хаксли, К. М. Завадский, А. В. Яблоков и др.).

Несмотря на важность подобных поправок, проблема эволюционного прогресса еще далека от удовлетворительного решения. Чаще всего выделяют следующие основные формы прогрессивного развития: прогресс неограниченный, биологический, морфофизиологический, биотехнический. Эти формы прогресса различаются по кругу рассматриваемых явлений и критериям.

Неограниченный прогресс

Неограниченный прогресс — наиболее общая форма прогресса. Его содержание составляет *объективно осуществленное в условиях Земли развитие от простейших живых существ до человеческого общества как социальной формы движения материи.*

Переход простейших существ в млекопитающих через длинный ряд эволюционных изменений показывает, что в общих чертах такое прогрессивное развитие — факт неоспоримый. Линию на Человека, как на существо, в котором, по словам Ф. Энгельса, природа приходит к осознанию самой себя, принято изображать в виде непрерывной цепи превращений от первичной протоплазмы через одноклеточных, многоклеточных и т. д. до позвоночных животных и, наконец, до возникновения человеческого общества.

Этот переход шел через множество ступеней. Переход к высшей форме движения материи осуществился лишь в одной из ветвей развития живой природы. Все остальные ветви древа жизни рано или поздно получили (или сохраняли) признаки, «закрывающие» им эту дорогу. Последующая эволюция таких групп лишь увеличила возникшее отклонение. Примером может служить приобретение нашими далекими предками сначала, очевидно, полужесткой спинной струны — хорды, а затем прочной опоры в виде позвоночника. И какие бы значительные изменения ни происходили затем с «оставшейся» группой, возникшее принципиальное различие лишь углублялось. Так было в эволюции головоногих моллюсков, которые по развитию нервной системы продвинулись очень далеко, но пропасть, отделявшая их от главной линии развития в направлении возникновения сознания, от этого не сократилась. Вторичное приобретение китообразными многих специальных черт строения «закрывает» возможность достижения более высокой организации, привязывая их к сравнительно узким — водным — условиям существования.

Рассмотрим несколько подробнее этот магистральный путь развития органического мира Земли.

Известно, что с течением времени биосфера значительно усложняется (см. гл. 1, 3). Усложнение биосферы неизбежно ведет к усложнению среды для каждой группы организмов. И на фоне постоянного усложнения среды появляются новые группы организмов, сначала малочисленные и незаметные, но затем, через некоторое время, они становятся *господствующими формами.* Так было с бесчелюстными в силуре, рыбами — в девоне, земноводными — в каменноугольном периоде, пресмыкающимися — в перми, млекопитающими — в кайнозое (см. гл. 3).

Для завоевания господствующего положения в биосфере появившиеся группы должны были успешно конкурировать с прежними видами, обладать в каждом случае определенными особенностями, обеспечивающими им преимущество. Образно говоря, по горизонтали (т. е. в данный момент развития группы) всегда был эволюционный «спрос» на признаки, соответствующие сложившимся условиям, а по вертикали — «спрос» на приспособляемость к меняющимся условиям среды. Группы, в эволюции которых преобладали частные приспособления, шли по пути все более узкой специализации; таких было большинство. Наряду с ними в биосфере появлялись группы, признаки которых, первоначально возникшие как частные приспособления, в дальнейшем были весьма перспективными и пригодными для жизни в самых разнообразных условиях. Такие группы постоянно увеличивали свою *независимость* от прежних условий существования.

Главной причиной «отставания» группы на пути неограниченного прогресса — это приобретение узкоспециализированных признаков. Отсутствие же узкой специализации прямо определяется частой сменой условий среды, что не позволяет осуществиться глубокой специализации органов и систем.

Продвижение по пути неограниченного прогресса связано не только с морфофизиологическими изменениями особей, но и с изменениями структуры популяции. Среди одноклеточных организмов связи между особями внутри популяции слабы. Каждая особь выступает как бы самостоятельно, реагирует на любые изменения среды без связи с другими. При возникновении стада или любой другой сложной структуры популяции реакция отдельной особи на изменение среды бывает неодинаковой (например, защита от врагов и добыча пищи не падают в полной мере на молодых особей). *Суть такой сложной структуры популяции — в переходе от непосредственных связей каждой особи со средой ко все более опосредованным.*

Все более усложняющиеся отношения популяции с внешней средой увеличивают относительную независимость особи от случайных, неблагоприятных влияний внешней среды.

Во всех этих случаях, с приобретением новых особенностей, наступало как бы «освобождение» особи, популяции вида в целом от ограничивающих связей со старой средой, и этим они как бы «поднимались» над многими частными условиями среды. Степень «овладения» окружающим миром поэтому может служить одним

из критериев при сравнении групп, шедших по пути неограниченного прогресса.

Интересно заметить, что развитие материи в направлении к социальной форме движения осуществлялось в ходе эволюции жизни на Земле по нескольким направлениям. Возникновение разных ступеней такой социальной структуры известно среди так называемых *общественных насекомых* (пчел, муравьев, термитов) и в ряде групп позвоночных животных (копытные, зубатые китообразные, приматы и др.). Несомненно, эти группы стоят на разных ступенях самопознания, но все они — эволюционные попытки выхода на более высокий уровень организации материи. По каким-то причинам развитие в направлении *социальности* оказывалось заторможенным то на одном, то на другом из его этапов. Только в одной из ветвей приматов социальность привела к развитию общества и сознания (см. гл. 17).

Итак, увеличение относительной независимости от прежних условий существования, освоение новых, более разнообразных условий (приобретение группой каких-то новых перспективных особенностей типа ароморфозов), более высокая степень овладения окружающим миром — вот некоторые из главнейших критериев сравнения групп, идущих по пути неограниченного прогресса.

Другими критериями служат: повышение выживаемости особей, рост объема хранящейся каждой особью информации и совершенствование информационных связей между особями, автономизация онтогенеза (см. гл. 15), преодоление определенных энергетических барьеров и т. д.

В целом, *понятие неограниченного прогресса, связывая биологическую форму движения материи с соседними, является наиболее общим из возможных пониманий прогресса, относящихся ко всей биологической форме движения материи.*

Биологический прогресс

Известно много примеров, когда один какой-нибудь вид процветает — широко распространяется, а у другого численность особей сокращается и область распространения постепенно сужается. При неограниченном прогрессе не всегда наблюдается увеличение численности особей в группах. «Низших» организмов часто оказывается значительно больше по абсолютному количеству, чем высокоорганизованных. Так, например, в 1 м^3 почвы живет до 20 млрд. (!) особей почвенных простейших. «Высоко» организованные существа, обладая более совершенными приспособлениями, обеспечивают процветание не увеличением числа особей, а возрастанием выживаемости каждой отдельно взятой особи. Но эта тенденция проявляется лишь при сравнении крупных групп организмов. Успех же конкретного вида в борьбе за существование чаще всего выражается увеличением численности особей в популяциях, увеличением

числа популяций, расширением ареала вида. Эти особенности и характеризуют *биологический прогресс.*

Биологический прогресс достигается как усложнением, так и упрощением организации. При обитании в своеобразных условиях внутри хозяина большинство систем органов оказываются бесполезными. Упрощение организации при паразитизме бывает обусловлено переходом животных и растений от активного способа питания к пассивному, от подвижного образа жизни к сидячему. При этом у организмов редуцируются органы, несущие активные функции (конечности, нервная система, корни, листья и т. п.), но значительного развития достигают такие органы, как присоски, прицепки, половая система. В результате подобное упрощение организации ведет к увеличению численности вида и его экологическому процветанию. Например, водные цветковые растения, растения-паразиты и полупаразиты, животные-паразиты, усоногие раки, оболочники и другие организмы, эволюция которых, несомненно, шла по пути упрощения организации, являются процветающими биологически прогрессивными формами. Достаточно напомнить, что практически нельзя найти особь животного и растения, у которых не были бы обнаружены те или иные паразиты. Паразитические существа представлены во всех классах Protozoa: в 13 из 14 классов червей, в 5 классах членистоногих; полупаразиты встречаются даже среди позвоночных животных. Среди высших растений паразитические виды, встречаются более чем в 2000 родах (повилика, рафлезия, заразиха и др), не говоря уже о многочисленных полупаразитах (омела, погремок, ясенец и др.). Во всех этих случаях упрощение организации ведет к успеху в борьбе за жизнь, т. е. к биологическому прогрессу.

Увеличение численности вида нельзя рассматривать как абсолютный критерий биологического прогресса. Увеличение числа особей любых видов должно иметь какую-то величину, ограниченную хотя бы пространством Земли. Кроме того, далеко не просто определить степень биологического прогресса, используя критерий численности при сравнении далеких видов. Естественно, что численность слона несравнима с численностью дизентерийной амебы или домовой мухи. С такими же трудностями мы сталкиваемся при попытке уточнения степени экологического расцвета вида, сравнивая размеры ареала и число подвидов внутри вида. Все эти показатели в качестве критерия биологического прогресса могут быть применимы лишь в пределах группы близких видов.

В качестве критерия биологического прогресса внутри семейств и отрядов используется не число особей, а число видов в разных родах или число родов в разных семействах. Внутри отряда всегда есть отдельные семейства, очень многочисленные по числу входящих в них родов; внутри семейства отдельные роды резко отличаются по числу входящих в них видов (рис. 84). Группы, выделяющиеся численно в данном таксоне, и будут биологически прогрессивными. Таким образом, важным критерием биологического прогресса сказывается число дочерних форм, образовавших-

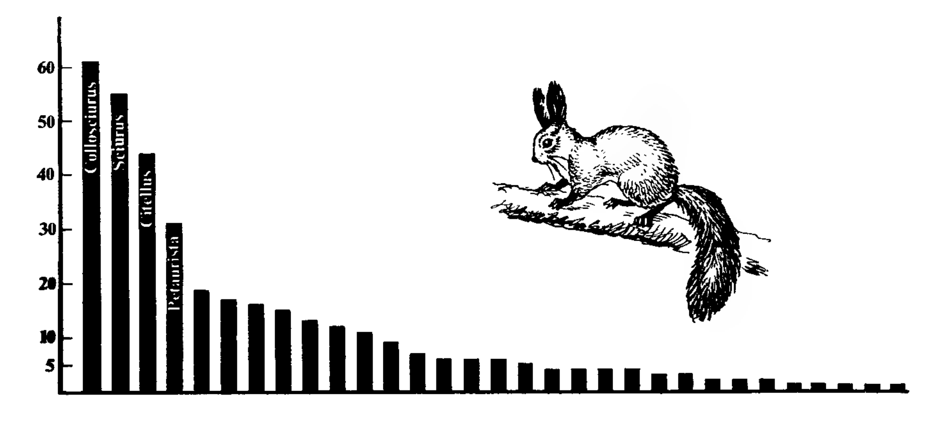


Рис. 84. Различия в числе видов, входящих в каждый род, внутри семейства беличьих (*Sciuridae*) отражают степень биологической прогрессивности каждого рода (по В. Г. Гептнеру, 1965)

ся из родоначальной группы. Образование бо́льшего числа дочерних форм — признак биологически прогрессивный.

Биологический прогресс отражает успех группы (популяции, вида, рода и т. п.) в борьбе за существование. Успех может достигаться упрощением и усложнением организации, следовательно, «носителями» биологического прогресса могут быть как «высоко», так и «низко» организованные формы. На знаменитый вопрос Дж. Хаксли: «Кто прогрессивнее, туберкулезная бацилла или человек?» можно дать такой ответ: и туберкулезная бацилла, и человек — формы биологически прогрессивные, поскольку их численность не сокращается и не сокращается занимаемый ими ареал.

Морфофизиологический (групповой) прогресс

Понятие неограниченного прогресса слишком общо для применения в пределах разных стволов развития органической природы, поскольку, как писал Ч. Дарвин, «в каждом большом классе существуют ряды организмов от очень сложных до самых простых»[1]. С другой стороны, и понятие биологического прогресса, позволяя сравнивать отдельные формы по успеху в борьбе за существование, оставляет вне рассмотрения морфофизиологические особенности (строение и функционирование) особей.

Известно, что каждая крупная таксономическая группа отличается от остальных таких же групп определенным планом строения. *Возникновение и совершенствование плана строения крупной группы составляет содержание морфофизиологического (группового) прогресса.*

[1] Дарвин Ч. Собр. соч. Т. 3, с. 213.

Морфофизиологический прогресс отражает главные пути развития групп в разных царствах живой природы. Критериями такого прогресса являются совершенствование морфофизиологической организации всей группы при сохранении общего плана строения группы. Например, критериями группового прогресса для группы высших растений служат усиление прикрепления к субстрату, переход ведущей роли к спорогенезу в онтогенезе, появление сосудов и т. д. Возникновение проводящей системы, эпидермиса, устьичного аппарата, корневой системы имело важное значение для захвата высшими растениями суши. Этот процесс имел бы ограниченные последствия, если, одновременно с перечисленными изменениями, у растений не произошло бы освобождение процесса полового размножения от наличия капельножидкой воды. Подобные изменения дали возможность потомкам примитивных наземных растений расширить среду обитания и привели группу к биологическому прогрессу (см. гл. 3). Кроме подобных морфофизиологических критериев, безусловно, должны существовать критерии молекулярно-генетические, отражающие изменения в структуре популяций и видов и, наконец, критерии отражающие изменения места группы в биогеоценозах; эти критерии для большинства групп пока мало разработаны.

Различия планов строения представителей крупных групп, таких, например, как типы, классы, определяют потенциальные возможности группы к дальнейшей эволюции. Например, из животных две группы в наибольшей степени освоили сушу — членистоногие и позвоночные. Хитиновый покров, трахейное дыхание, преобладание врожденных рефлексов над приобретенными (обусловлено особенностями строения нервной системы) жестко определяет организацию членистоногих. В биосфере Земли этот план строения группы обеспечил огромное разнообразие форм членистоногих по отдельным деталям, но объединяемых общими принципиальными чертами строения; численность видов только одной группы членистоногих — насекомых — превышает общее число всех остальных животных на Земле. У позвоночных же основные черты строения (внутренний скелет, развитие центральной нервной системы, преобладание условных рефлексов над безусловными и др.), напротив, оказались менее удачными для создания разнообразия видовых форм, но чрезвычайно перспективными для все возрастающего увеличения степени сложности организации разных групп.

Групповой прогресс определяется не одним, а комплексом признаков, составляющих план строения каждой группы. Слаженный комплекс признаков в процессе эволюции возникает не сразу, а постепенно, на протяжении длительного исторического развития. Например, млекопитающие как группа характеризуются живорождением, теплокровностью, возникновением совершенной терморегуляции, определенным типом строения зубной системы, черепа, специфическим развитием головного мозга и т. д. Все эти признаки порознь имеются у разных групп рептилий, положивших начало стволу млекопитающих (рис. 85). И только после того, как эти

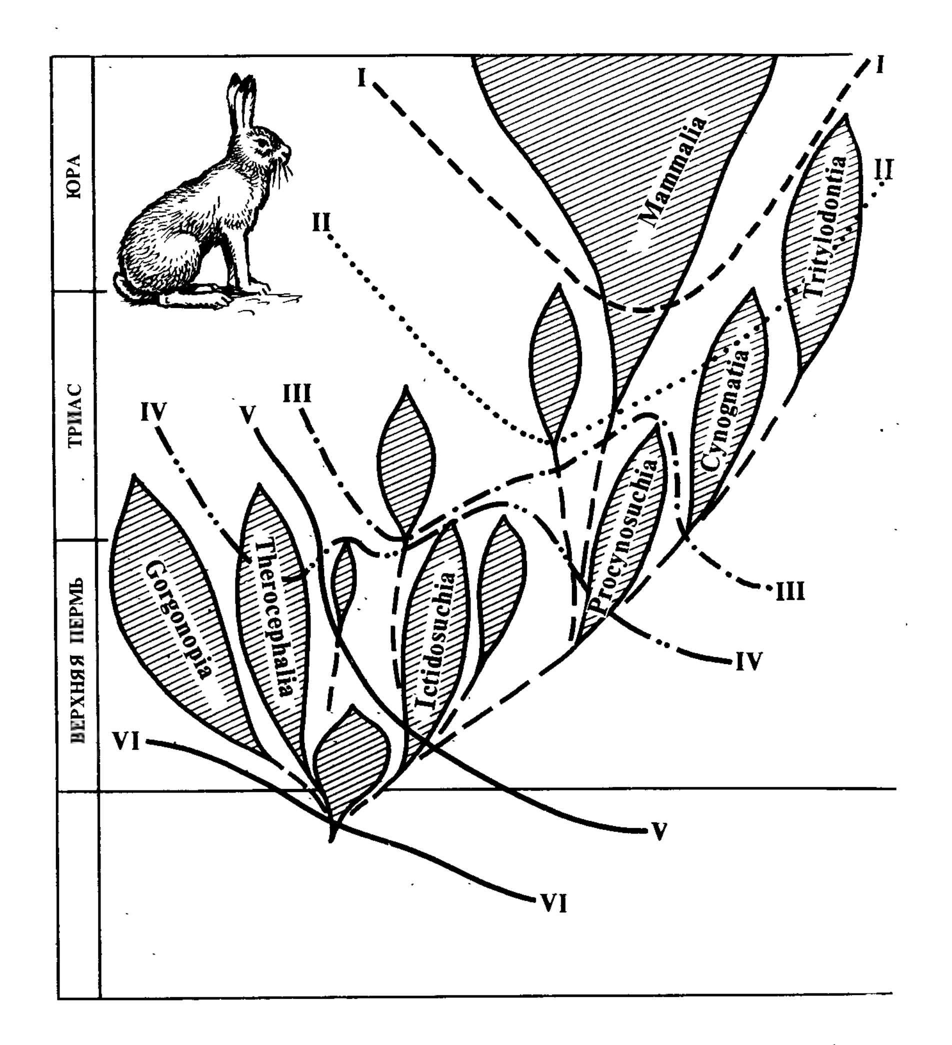


Рис. 85. Пример группового прогресса, осуществленного на основе приобретения комплекса признаков, определяющих план строения данной группы. Возникновение класса млекопитающих (по Л. П. Татаринову, 1972):

I — звукопроводящий аппарат из трех слуховых косточек; *II* — челюстное сочленение между чешуйчатой и зубной костями; *III* — мягкие, снабженные собственной мускулатурой, губы (возможность сосать?); *IV* — увеличенные полушария головного мозга; *V* — трехбугорчатые заклыковые зубы; *VI* — верхние обонятельные раковины. Каждый из этих признаков является ароморфозом, обеспечивающим биологический прогресс соответствующих групп. Все эти признаки (и многие, не показанные на схеме) обеспечили развитие группы млекопитающих по типу арогенеза.

признаки, возникшие в разное время и у разных групп, объединились в одной из переходных между рептилиями и млекопитающими группе, выделяется новая группа позвоночных — класс млекопитающих.

С возникновением плана строения, типичного для млекопитающих, появилась возможность применить критерий морфофизиологического прогресса для оценки отдельных групп и ветвей внутри этого класса.

Групповой прогресс тесно связан с биологическим, поскольку их общей основой является приобретение определенных адаптаций. Разница между ними в том, что при оценке биологической прогрессивности внимание обращается лишь на конечный результат эволюции — победу в борьбе за существование, а оценка группового прогресса проводится по тем особенностям строения представителей группы, с помощью которых достигается расцвет.

Биотехнический прогресс

При сравнении разных филогенетических групп неродственного происхождения можно выделить органы и системы органов, которые с разной степенью эффективности выполняют одни и те же или сходные функции. Биотехнический прогресс выражается в возникновении «биотехнического» совершенства природы. В процессе эволюции наблюдается дифференциация, централизация органов и функций, что приводит в конце концов к более эффективному выполнению любой из самых специальных функций; происходит как бы «*увеличение, усиление, ускорение*» выполнения всех жизненных отправлений. При этом нередко бывает и так, что орган какого-либо более древнего вида функционально (с технической точки зрения) оказывается совершеннее, чем соответствующий орган у представителя молодой группы. Так, органы, воспринимающие колебания субстрата у ряда рыб, амфибий и рептилий, в морфофункциональном отношении более совершенны, чем такие же органы у птиц и млекопитающих. Точно так же орган обоняния у ряда членистоногих функционирует во много раз эффективнее аналогичных органов у позвоночных.

Возникновение в процессе эволюции живой природы различных по строению и эффективности структур, связанных с выполнением одной и той же функции, и определяет возможность анализа рядов органов и структур по степени совершенствования. Иногда такой анализ важен для более глубокого изучения эволюций функций и решения чисто практических задач техники (например, использование принципов строения органов для конструкции совершенных приборов при бионическом подходе).

Основным критерием «биотехнического прогресса» считают энергетические показатели организма, «коэффициент полезного действия» органов и систем (В. Франц). Так, например, при выходе позвоночных на сушу общий план строения глаза сохраняется,

но усиливается его разрешающая способность. Если у рыб и земноводных аккомодация глаза происходит путем перемещения хрусталика — линзы, то у рептилий, птиц и млекопитающих вырабатываются механизмы, быстро изменяющие форму хрусталика, что облегчает произвести более точную фокусировку изображения с меньшими энергетическими затратами. Точно так же переход от стопохождения (рептилий) к пальцехождению (многие млекопитающие) признан более эффективным способом передвижения на земле, т. к. он обеспечивает совершенство толчковой опоры и увеличение скорости передвижения.

Сущность биотехнического прогресса, как и любой другой формы прогресса, состоит в возникновении адаптаций под действием естественного отбора.

Постоянно растущая в процессе эволюции сложность биосферы, связанное с ней усиление давления жизни и разнообразие групп организмов неизбежно определяют не только появление все более сложных существ и органов, но и их энергетическое совершенствование.

Соотношение форм прогресса

Отдельные формы эволюционного прогресса выступают не изолированно, а находятся в сложном взаимодействии. Часто трудно вычислить «чистый» результат того или иного направления прогресса, что обусловлено сопряженностью их действия в ходе эволюции и общностью движущих сил — элементарных эволюционных факторов.

Развитие по магистральной линии эволюции, приведшее к появлению социальной формы движения материи (неограниченный прогресс), шло не плавно, а со многими отклонениями. Например, попытки приближения к социальности были во многих группах, но большая часть их не увенчались успехом.

Для успеха в этом направлении, по-видимому, нужны были, с одной стороны, изменения в разных системах органов, а с другой — существование группы в постоянно усложняющейся и разнообразной среде. Об этом свидетельствуют примеры развития таких групп, как социальные насекомые с одной стороны, и некоторые виды зубатых китов (дельфинов) — с другой. Достигшие изумительной сложности в организации социальной жизни, общественные насекомые не смогли перейти рубеж, отделяющий биологическую и социальную форму движения материи, видимо, потому, что для этого оказалась малоперспективной организация их нервной системы (преобладание инстинктов над индивидуальным обучением). Другая ветвь древа жизни, близко подошедшая к социальной форме движения материи, — дельфины, обладающие мозгом, по ряду морфологических особенностей превосходящим человеческий, не смогла перейти заветный рубеж из-за глубокой

специализации остальных органов к очень стабильным и сравнительно однородным условиям водной жизни.

И при развитии общественных насекомых, и при развитии дельфинов, как и во всех других случаях возникновения социальности в мире животных, все изменения в этом направлении оказывались в то же время и важными этапами биологического прогресса, определяющего успех группы в конкретных условиях существования.

На определенном этапе эволюции у этих групп осуществился переход от неограниченного прогресса к другим формам прогресса путем использования новшеств, закрепленных на магистральной линии развития.

Обычно изменения в направлении повышения организации не ограничиваются преобразованиями отдельных органов (сердца легких, мозга, цветка и т. д.), а касаются организма в целом. Они ведут к коренному изменению образа жизни, эволюционных потенций их носителей. Другой особенностью прогрессивных морфофизиологических изменений (типа ароморфозов) является их эволюционная «фундаментальность», стойкость. Например, для эволюции всей последующей жизни значительным событием, имеющим отношение ко всем формам будущего прогресса живого, оказалось образование эукариотных форм (см. гл. 3).

Такие эволюционные приобретения, как преобразование ядерного аппарата клеток (путем дифференцировки или путем увеличения количества ДНК), интенсификация процессов обмена веществ, связанная с повышением совершенства ферментативных внутриклеточных систем; возникновение полового процесса, возникновение многоклеточности; нарастающая в ходе эволюции дифференцировка индивидуумов и многие другие, оказывались одновременно связанными с биотехническими, морфофизиологическими, экологическими и неограниченными формами прогрессивного развития.

Прогрессивному развитию способствует обитание эволюционирующей группы в пограничной зоне, за пределами которой находятся новые и богатые пищей ниши. Выход в новую адаптивную зону способствует усилению внутривидовой борьбы и крупным эволюционным скачкам (Дж. Симпсон, И. И. Шмальгаузен, М. С. Гиляров и др.). При наличии этих предпосылок, а также при условии незанятости новой адаптивной зоны осуществляется прогрессивное развитие. Захват новых адаптивных зон в начале идет медленно, используя уже имевшиеся приспособления в пограничной зоне (преадаптации, см. гл. 11, 18), но с выходом в новую зону темпы эволюции группы ускоряются, т. к. в новой зоне арогенные изменения дают большие преимущества в смысле использования среды. На основе достигнутой организации идет экологическая экспансия (биологический прогресс) арогенной ветви.

Анализ взаимоотношений форм прогресса показывает их взаимосвязь и взаимообусловленность.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время в общем явлении эволюционного прогресса выделяется несколько главных форм: неограниченный, биологический, групповой (морфофизиологический) и биотехнический прогресс. Каждое из этих понятий отражает самостоятельные явления развития живой природы.

Современная наука пока не в состоянии дать общего определения понятию «прогресс» в биологии. Возможно, такого определения не будет найдено и в будущем, ведь прогресс — явление всегда относительное. Среди всех возможных форм прогресса неограниченный прогресс представляет наиболее общее понятие.

ГЛАВА 17 АНТРОПОГЕНЕЗ

Несмотря на то, что проблемы антропогенеза — возникновения человека как биологического существа — с чисто зоологической точки зрения представляют частный филогенетический вопрос, они традиционно включаются в изложение основ эволюционного учения. Причиной тому является, с одной стороны, огромное методологическое значение материалистического решения вопроса о происхождении человека, а с другой — возможность проследить, как закономерности биологической эволюции, действующие на уровне биологической формы движения материи, уступают место иным, связанным с возникновением социальной формы движения материи.

Как уже упоминалось (см. гл. 4), представления о естественном возникновении человека от обезьяноподобных предков в результате эволюции существовали еще в глубокой древности. Однако основную роль в доказательстве животного происхождения человека сыграла монография Ч. Дарвина «Происхождение человека и половой отбор» (1873), содержавшая огромное число систематизированных фактов из разных областей биологии, получающих свое естественнонаучное объяснение только в случае признания развития человека от ствола древних обезьян. Ч. Дарвин подчеркивал при этом, что современные человекообразные обезьяны не могут рассматриваться как предки человека — они как бы наши двоюродные братья.

Дарвин блестяще решил стоявшую перед ним задачу доказать происхождение человека как биологического вида. В 1896 г. вышла работа Ф. Энгельса «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека», содержащая принципиальный анализ возможных путей возникновения человека с социальной точки зрения, анализ возникновения человеческого общества.

Не рассматривая более подробно историю дальнейшего изучения антропогенеза, отметим, что за последние 30—40 лет в антропологии накопились данные, позволяющие не только с недоступной прежде полнотой ответить на многие важнейшие вопросы, связанные с происхождением человека, но и поставить ряд новых проблем.

Место человека в системе животного мира

Появление в процессе эмбрионального развития человека хорды, жаберных щелей в полости глотки, дорзальной полой нервной трубки, двусторонняя симметрия в строении тела определяют принадлежность человека к типу Хордовых. Развитие позвоночного столба, наличие двух пар конечностей, развитие сердца на брюшной стороне тела определяют принадлежность человека к подтипу Позвоночных. Теплокровность, развитие млечных желез, наличие волос на поверхности тела свидетельствуют о принадлежности человека к классу Млекопитающих. Развитие детеныша внутри тела матери и питание плода через плаценту определяют принадлежность человека к подклассу Плацентарных. Множество более частных признаков четко определяют положение человека в системе отряда Приматов (табл. 9).

Итак, с биологической точки зрения, человек — один из видов млекопитающих, относящихся к отряду приматов, подотряду узконосых.

Австралопитеки — предки рода *Homo*

Современные человекообразные обезьяны — шимпанзе, горилла, орангутанг, гиббоны — представляют формы, уклонившиеся от линии развития, общей с человеком. Находки, сделанные начиная с 1924 г. на территории, главным образом, Южной Африки, позволяют представить облик существ, находившихся в основании развития линии приматов, приведшей к возникновению рода *Homo*.

Эти существа получили название австралопитеков (australis — южный, pithecus — обезьяна).

Внешний облик. Сравнительно крупные (приблизительно 20—50 кг массой, 120—150 см ростом) жившие на земле формы, ходили на двух ногах при выпрямленном положении тела. В частности, у австралопитековых изменились пропорции туловища и ко-

Таблица 9

Комплекс признаков, определяющий положение человека в системе отряда Приматов

Отряд Приматы	Подотряд Человекоподобные	Группа **Высшие узконосые**	**Вид** **Человек разумный**
Конечности хватательного типа — первый палец противопоставлен остальным; на пальцах имеются ногти; сосков млечных желез одна пара; ключицы развиты хорошо; кисть способна к пронации и супинации (локтевая кость свободно вращается вокруг лучевой); зубная система неспециализированная с присутствием всех типов зубов; молочные зубы в процессе онтогенеза сменяются постоянными; глазница отделена от височной ямы и глаза направлены вперед; сезонность половой жизни отсутствует; обычно рождается один детеныш	Ногти плоские, значительное развитие головного мозга, особенно больших полушарий; заметная редукция обонятельного мозга; присутствуют два верхних и два нижних вертикально расположенных резца; коренные зубы несут три и более бугров на жевательной поверхности; хрящевые кольца трахеи не замкнутые; матка простая; плацента гемохориальная, отпадающая	Присутствие дуг, петель и замкнутых фигур в пальцевых узорах кисти; редукция хвостового отдела позвочника; укрепление таза посредством уменьшения числа грудо-поясничных позвонков до 16—18 и увеличение числа крестцовых (4—5); грудная клетка бочкообразная; позвоночный столб с изгибами; грудина образована единой костью, короткая и широкая; характерная форма жевательной поверхности коренных зубов («узор дриопитека»), последний (третий) коренной самый малый по размерам; присутствует червеобразный отросток слепой кишки (аппендикс); большое число извилин на полушариях головного мозга; полное перекрытие мозжечка полушариями головного мозга, заметное развитие лобных долей полушарий головного мозга; присутствие четырех основных групп крови (А, В, О, АВ); мочевая кислота не превращается в аллантоин, а выделяется с мочой; сравнительно крупные общие размеры тела; присутствие хорошо развитой подвижной верхней губы; развитие мимической мускулатуры; значительное поредение волосяного покрова	Объем мозга выше 900 см^3 при очень сложном строении; прямохождение и группа признаков строения скелета, мускулатуры, топографии внутренних органов, связанная с таким положением тела: резкие изгибы позвоночника как рессоры; развитие седалищных и икроножных мышц; положение черепа; относительно длинный и очень толстый первый палец на руках; некоторые изменения в топографии и строении гортани (связанные со способностью произносить членораздельные звуки); резкое сокращение лицевого отдела черепа и увеличение мозгового; малый размер клыков; отсутствие гребней на черепе; развитие подбородочного выступа; специфическое распределение волос на теле; сильное развитие эротических зон на теле (губы, груди, ягодицы); на верхних предкоренных зубах часто два корня (главным образом на первом)

нечностей, получили мощное развитие мышцы ягодицы человеческого типа, положение головы было сходно с таковым человека, что также говорит о выпрямленном положении тела.

Значительное сходство с человеком у австралопитековых отмечается в строении зубов и зубной системы. Клыки у них были небольшие (отличие от всех обезьян), зубы расположены в виде широкой, как у человека, а не узкой, вытянутой, как у обезьян, дуги. Предкоренные зубы двубугорковые, как у человека.

Масса мозга была близка к 550 г (средняя масса мозга горилл равна 460 г, но при этом надо учесть, что размеры тела у горилл во много раз больше). Судя по внутренним слепкам мозговой полости черепа (эндокранам), при общем значительном развитии мозга, характерной для человека выпуклости в заднем отделе височной области у австралопитеков еще не было.

Образ жизни. Австралопитеки — обитатели открытых пространств, жившие в пещерах. Слабое развитие клыков согласуется с предположением, что функции нападения и защиты у них должны были перейти к свободным рукам. В слоях земли, где найдены остатки австралопитековых (сейчас общее число находок исчисляется несколькими сотнями), находят многочисленные кости мелких павианов со следами сильных раскалывающих ударов. Орудиями, которые могли нанести такие повреждения, были крупные гальки, а также длинные кости крупных копытных и челюсти других животных. Австралопитеки широко использовали различные кости животных в виде орудий: как ударные орудия — палки, камни, кости копытных и т. д.

Охотились австралопитеки и на подобных себе — на ряде найденных черепов есть явные следы ударов, и чаще эти удары приходились на левый висок жертв, т. е. австралопитеки были, как и люди, в основном правшами. Судя по строению зубной системы, эти животные были всеядными. Развитая передняя конечность с отставленным первым пальцем свидетельствует, что они могли быть способны к примитивной обработке орудий труда. Среди каких-то видов этих существ, по-видимому, началось освоение огня. Во всяком случае следы длительно существовавшего костра найдены вместе с остатками прометеева австралопитека.

Время существования австралопитеков. Судя по ископаемым находкам, принадлежащим 5—6 различным видам этих существ, они жили в периоде, видимо, с 9 000 000 до 750 000 лет (хотя более древних, чем 5 млн. лет, следов австралопитеков не найдено). Одновременно существовало несколько разных видов австралопитеков, различающихся по величине тела, строению зубов (более травоядные и более всеядные), распространению.

В целом же австралопитеки, несомненно, по многим чертам строения были гораздо ближе к человеку, чем современные человекообразные обезьяны; это сходство, впрочем, более выражается в строении зубной системы и типе локомоции, чем в строении мозга. Они использовали примитивные орудия, у них были свободными руки.

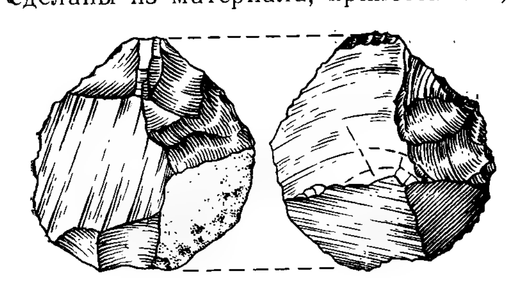
Заря человечества — Человек умелый — *Homo habilis*

В 1959 г. на склоне кратера Нгоронгоро (плато Серенгети), в Олдовайском ущелье, английский антрополог Л. Лики вместе с остатками одного из австралопитеков (зинджантропа) нашел кости посткраниального скелета, а в 1960 г. на том же месте — череп существа, значительно более близкого человеку, чем австралопитеки. В 1961 г. и в последующие годы несколько десятков фрагментов сходной формы были найдены здесь же и в других местах Африки.

Это существо получило название *Homo habilis* — Человек умелый. Возраст этих находок определен в 2 000 000 — 1 750 000 лет.

По расчетам, масса головного мозга существа была около 650 г., что заметно выше, чем у австралопитековых. В отличие от человекообразных обезьян и точно так же, как у современного человека, первый палец стопы Человека умелого не был отведен в сторону. Это показывает, что морфологические перестройки, связанные с прямохождением, здесь полностью завершились. В кисти *Homo habilis* обращает внимание строение концевых фаланг — таких же коротких и плоских, как у настоящего человеческого существа.

Вместе с *H. habilis* были найдены грубые галечные орудия и кости животных, явно расколотые для добывания мозга. Некоторые «рубила» — кварцитовые гальки, подправленные ретушью, сделаны из материала, принесенного, видимо, из районов, удаленных на 70—80 км. Значение находки этих орудий огромно, т. к. трудовая деятельность является границей, отделяющей Человека от остальной природы. Находка *H. habilis* — творца галечной культуры — находка первого (или одного из первых) видов Человека на Земле. Эта оговорка не случайна. Исследования, проводимые в последние годы в разных районах Африки, привели к удивительной находке зачатков галечной культуры (пока без находок остатков человекообразных существ) на берегу оз. Рудольф, датируемых 2 600 000 лет (рис. 86). Эта находка делает возраст Человека старше на 600 тыс. лет. Точного облика этого существа



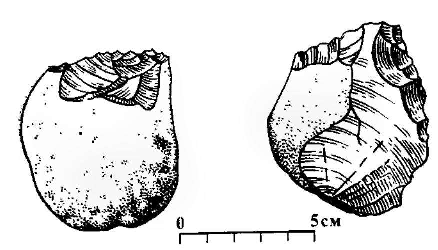


Рис. 86. Орудия галечной (олдовайской) культуры — самой ранней культуры — в истории человечества (2,6 млн. лет), обнаруженные к востоку от оз. Рудольф (Африка) (из М. И. Урысона, 1973)

мы пока не знаем, но несомненно, он был очень похож на *Homo habilis* и прогрессивных австралопитековых.

Архантропы — древнейшие люди

Итак, по крайней мере в одной из ветвей богатого видами ствола австралопитеков, возникла и прогрессивно развивалась способность к производству орудий труда. Это было тесно связано с дальнейшим развитием прямохождения и прогрессивным развитием головного мозга. Вероятно, в этот же период произошло и широкое освоение огня. Все эти особенности, вместе взятые, давали такие большие преимущества, что около 2—1,5 млн. лет назад началось быстрое расселение этих прогрессивных форм по Африке, Средиземноморью, Южной, Центральной и Юго-Восточной Азии. Расселяясь и попадая в новые условия существования, они образовывали отдельные изолированные формы. К настоящему времени (концу 60-х годов XX в.) известно около десятка таких ископаемых форм (представленных в виде остатков от многих десятков, если не сотен особей), занимающих по многим существенным признакам промежуточное положение между современным человеком, с одной стороны, и австралопитековыми — с другой. Все эти формы, существовавшие частично одновременно, частично, видимо, сменявшие друг друга, жили примерно с 1 млн. до 200 тыс. лет до н. э. С зоологической точки зрения эти формы, видимо, относятся к одному большому виду, или надвиду (комплексу видов) — *Homo erectus*[1].

Образ жизни архантропов. Несмотря на значительную разнородность находок, можно в целом довольно подробно представить себе строение и образ жизни этих существ. Прежде всего, они отличались развитой орудийной деятельностью. С помощью уже весьма совершенных ручных рубил, обтесанных с двух сторон, скребел и остроконечников эти люди могли разделывать убитых животных камнями, дубинками, длинными костями. Судя по найденным вместе с ними костным остаткам, они успешно охотились на буйволов, носорогов, оленей, грызунов, крупных птиц (вроде страусов и др.), несомненно, не упускали случая убить и съесть себе подобных. Значительную роль в пище древнейших людей играли ягоды, плоды, коренья, зелень.

Древние люди жили в основном в пещерах. В то же время возможно, что они были способны строить примитивные укрытия из крупных камней (типа «каменных ящиков»). На месте постоянных стоянок обычно использовали огонь (вопрос о возможности добывания ими огня неясен, скорее всего они поддерживали долгие годы огонь, зажженный, например, молнией).

---

[1] Предложено много названий для разных представителей этой группы; для целей общего рассмотрения фазы эволюции *Homo* нет необходимости в более дробном делении этих в общем очень близких форм.

Суровая жизнь во многом еще мало отличалась от звериной. Об этом свидетельствует и то обстоятельство, что детская и юношеская смертность была очень высокой. С другой стороны, трудовая деятельность, стадный образ жизни — все это привело к дальнейшему развитию мозга. Архантропы переступили рубикон. Судя по размеру мозга, архантропы должны были обладать настоящей речью (рубиконом для этого считается масса мозга, близкая к 750 г.; именно при такой массе мозга овладевает речью ребенок современного человека). Речь, несомненно, была очень примитивной, но это была речь, а не отдельные сигналы животных. Возникновение речи, основанное на трудовой деятельности и общественном образе жизни, должно было дать мощный толчок развитию в том же прогрессивном направлении — выделения человечества из мира органической природы.

Внешний облик архантропов. Довольно много нам известно и о внешнем облике этих существ. Внешне они были уже весьма похожи на современного человека (рис. 87), хотя по таким существенным чертам, как мощное развитие надбровного валика, отсутствие настоящего подбородочного выступа, низкий и покатый лоб и плоский небольшой нос, они еще достаточно отличались от более поздних форм человека. В то же время по массе головного мозга они значительно превосходили *Homo habilis,* масса мозга была около 800—1000 г, т. е. достигала или даже превосходила низшие пределы нормально развитого мозга современного человека (средняя масса мозга *Homo sapiens* около 1300 г.). В строении мозга древнейших людей были некоторые существенные особенности, отличающие его от мозга более развитых позднейших форм: передний отдел лобных долей имел клювовидную форму, теменная область была уплощена, височные доли — узкие.

Средняя величина тела древнейших людей, несомненно, была различной в разных частях Ойкумены — населенной людьми части нашей планеты. Считается, что средний рост мужчин *Homo erectus* в Китае был около 160 см, женщин — 150 см; на Яве жили более крупные существа. О существовании значительного полового диморфизма в строении тела свидетельствуют резкие различия в размерах зубов мужских и женских черепов. Среди древнейших людей, возможно, были и более крупные формы.

Сейчас изучено довольно значительное число форм древнейших людей. Наиболее известные: питекантроп (Ява), синантроп (Китай), гейдельбергский человек (Средняя Европа), атлантроп (Алжир), телантроп (Южная Африка), олдовайский питекантроп (Центральная Африка). Самый древний из них — телантроп, которого можно рассматривать как переход от формы существ, похожих на *Homo habilis*, к типичным древнейшим людям типа синантропа.

По времени существование телантропа совпадает с существованием поздних австралопитеков и *Homo habilis*; более того, предполагают, что телантроп успешно охотился и на Человека умелого и на австралопитеков.

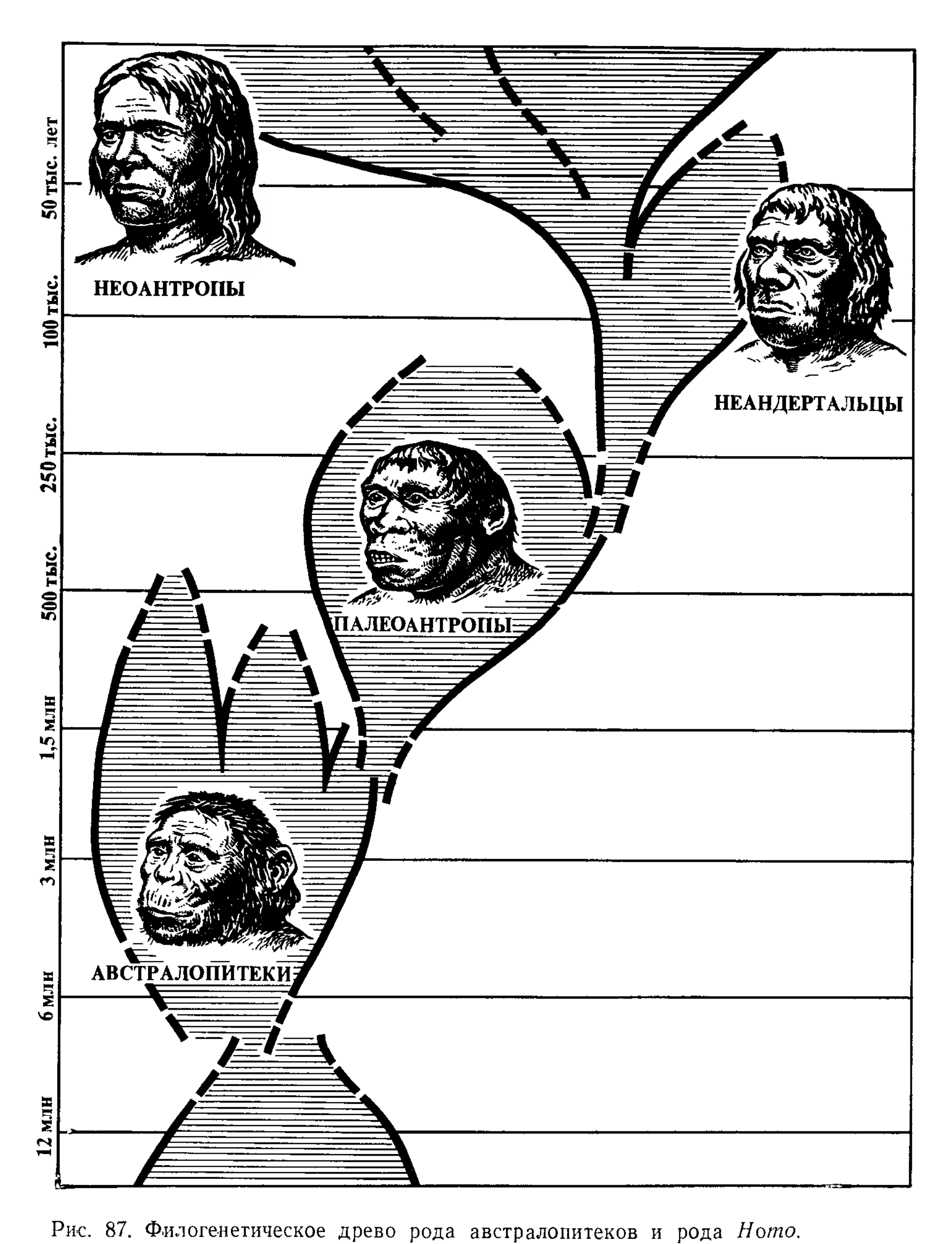


Рис. 87. Филогенетическое древо рода австралопитеков и рода *Homo*.

Обращает внимание типичный и для всех других ветвей древа жизни пучковидный, мутовчатый характер развития отдельных ветвей, отражающий последовательно наступающие периоды аллогенеза

Итак, 3,0—2,5 млн. лет назад развитие на основе — одна из ветвей — австралопитеков привело к возникновению *Homo habilis*, а в результате возникновения принципиальной важности адаптаций (ризвитие мозга, освоение огня, производство орудий труда) в дальнейшем привело к новой вспышке формообразования и созданию комплекса форм *Homo erectus*. Эти, прогрессивные в целом, формы широко расселились по теплой зоне Африки, Европы и Азии и эволюционировали в нескольких различных направлениях. Однако основным, наиболее перспективным направлением эволюции было продолжающееся увеличение головного мозга, развитие общественного образа жизни, совершенствование в изготовлении орудий, расширение использования огня (не только для защиты от холода и хищников, но и для обработки пищи).

Несмотря на все большее сходство с современным человеком, древнейшие люди по ряду существенных морфологических признаков отличались от современного человека. Их эволюция осуществлялась (и направлялась) еще исключительно биологическими факторами, включавшими жесткий естественный отбор, связанный с внутривидовой борьбой за существование. После периода максимального расцвета 600—400 тыс. лет назад эти формы быстро исчезли, видимо, дав начало новой группе форм — палеоантропам или неандертальцам (см. рис. 87).

Неандертальцы (палеоантропы) — непосредственные предки Человека разумного

Более чем в 400 местах Европы, Африки, Передней, Средней, Центральной и Восточной Азии, в Индонезии обнаружены ныне следы существ, живших от 200 до 40 тыс. лет назад. Они занимали промежуточное положение между древнейшими людьми — архантропами и ископаемыми формами *Homo sapiens* — как по строению тела, так и по развитию культуры. По месту первого описания таких людей часто объединяют под именем неандертальцев (долина Неандерталь близ Дюссельдорфа).

Внешний облик. Для неандертальцев характерны (при общем приближении к облику современного человека) низкий скошенный лоб, низкий затылок, сплошной надглазничный валик, большое лицо с широко расставленными глазами, обычно слабое развитие подбородочного выступа, крупные зубы (см. рис. 87).

Внешний облик этого существа дополнялся короткой, массивной шеей, сравнительно небольшим ростом (155—165 см), пропорциями тела, близкими к таковым современного человека. Руки имели широкие кисти с очень широкими концевыми фалангами и ногтями, более широкими, толстыми и крепкими, чем у современного человека. Неандерталец, видимо, не мог брать предметы руками, как это делаем мы, а сгребал их. В то же время, судя по развитию мышц, в этом зажиме была мощь клещей. Масса

мозга составляла около 1500 г, причем сильное развитие получили отделы, связанные с логическим мышлением. Пока трудно сказать, какая речь была свойственна неандертальцу: строение черепа и гортани как будто свидетельствует об отсутствии членораздельной речи и развитой артикуляции у этих форм.

Образ жизни. На всех стоянках палеоантропов находят остатки мощных кострищ и кости крупных животных; обычно кости разбиты, видимо, для выедания мозга. Многие кости обгорелые, что свидетельствует о широком использовании огня для приготовления пищи. Среди костей животных, находящихся в таких «кухонных отбросах», нередко встречаются и кости самих неандертальцев, следовательно и в этот период эволюции для человека был обычен каннибализм. Видимо, ко всем людям чужих групп они относились как к животным, охотились друг на друга. Обычными объектами охоты служили крупные млекопитающие. Орудия неандертальцев: ручные рубила, остроконечники и скребла были более совершенные, чем примитивные обработанные гальки.

Загадка неандертальцев. Увеличение числа находок позволило выяснить, что неандертальцы весьма неоднородная группа. Неоднородность проявляется не только при сравнении неандертальцев, живших, например, на о. Ява, в Африке, Средней Азии или Крыму, но и при сравнении достаточно многочисленных серий скелетов, найденных в одном и том же местонахождении. Еще более осложняется вопрос и тем, что часто более древние по возрасту находки неандертальцев оказываются морфологически более прогрессивными, чем значительно более поздние формы.

Все эти факты объяснимы, если предположить, что представители одной из прогрессивных ветвей архантропов (какой ветви — дело будущих исследований) быстро вытеснили своих предков по всей Ойкумене. Эта форма, в свою очередь, распалась на несколько, возможно, на две главные дифференцированные расы. Одна из них — так называемые поздние неандертальцы — характеризовалась описанными выше признаками; они имели мозг, в котором особое развитие по-прежнему, как и у архантропов, получали клювовидные доли. Скелет имел крупные остистые отростки позвонков — свидетельство мощно развитой мускулатуры. Другая линия — ранние неандертальцы — характеризовалась меньшим надбровным валиком, более тонкими челюстями, высоким лбом, заметно более развитым подбородком. Все эти грацильные черты в строении скелета определенно свидетельствуют о менее мощном физическом развитии. Особенности же строения мозга — развитие передних лобных долей и сокращение клювовидных долей — говорит о том, что эти существа вступили на путь прямо ведущий от звероподобной орды к возникновению общества. В стадах (группах) этих ранних неандертальцев были, несомненно, более развиты внутригрупповые связи на охоте, при защите от врагов и от неблагоприятных природных условий. Представители поздних неандертальцев очень небольшими (видимо, семейными) группами могли выживать и побеждать в борьбе за существование. В них

как бы был воплощен чрезвычайно обычный эволюционный принцип мощного физического развития, приносящий успех группе в борьбе за существование.

Ранние же неандертальцы оказались совершенно на ином эволюционном пути — они шли к победе в борьбе за существование через объединение сил отдельных индивидов, что привело 50—40 тыс. лет назад к возникновению того вида, к которому принадлежим и мы с вами — Человека Разумного — *Homo sapiens*.

Человек разумный — *Homo sapiens*

Существуют две основные точки зрения, касающиеся происхождения человека современного типа. Согласно одной — *Homo sapiens* возник в нескольких местах планеты из разных предковых форм, принадлежащих к палеоантропам (или архантропам). Согласно другой, существовало единое место возникновения человечества из какого-то одного общего для всего человечества предкового ствола. Первая точка зрения — гипотеза полицентризма, вторая — гипотеза моноцентризма. Однако в последнее время все четче вырисовывается комплексная, объединяющая все главнейшие аргументы той и другой концепции, гипотеза, получившая название гипотезы широкого моноцентризма (Я. Я. Рогинский).

Гипотеза широкого моноцентризма. Человек современного типа возник где-то в Восточном Средиземноморье и в Передней Азии. Именно здесь находят наиболее полные промежуточные между неандертальцами и ранними ископаемыми формами *Homo sapiens* (кроманьонцами) костные остатки. Многочисленные промежуточные между палеоантропами и неоантропами (так собирательно называют все формы ископаемых людей современного типа) находят также на юго-востоке Европы. В те времена все эти территории были покрыты густыми лесами, населенными разнообразными животными. Здесь, по-видимому, и был совершен последний шаг на пути к Человеку разумному.

На этой стадии природа вписала последние черты в свое любимое детище. Фигура человека стала более стройной, несколько увеличился рост, лицевая часть черепа стала занимать меньшее место на голове, отодвинутая мощной мозговой частью. Емкость черепа, а соответственно и величина головного мозга, не изменились в целом, однако в строении мозга произошли знаменательные перемены: сократились клювовидные доли, большое развитие получили лобные доли и зоны, связанные с развитием речи и сложной, конструктивной деятельностью. Наверное, на этом же этапе человек потерял значительную часть из оставшихся еще кое-где на поверхности тела, волос.

После этого началось широкое и активное расселение возникших неоантропов по планете. Расселяясь, люди современного типа широко смешивались с жившими сравнительно оседло палеоантро-

пами (неандертальцами). Расселение приводило к резкой смене примитивной, неандертальского типа, культуры значительно более развитой культурой неоантропов (кроманьонцев).

Вероятно, происходило не простое вытеснение (или тем более уничтожение), а различные формы слияния, при которых с генетической точки зрения происходило скрещивание пришлых и местных людей, а с точки зрения развития культуры — начинала безраздельно преобладать новая, прогрессивная культура кроманьонцев. Будущие исследования покажут, насколько справедлива эта гипотеза.

Особенности ранней стадии эволюции *Homo sapiens*. Если бы кроманьонец появился в наше время в уличной толпе, то вряд ли кто-нибудь обратил бы внимание на его физические особенности. Фактически кроманьонец — это человек современного типа, что избавляет нас от необходимости описывать его строение более подробно. В то же время несомненно, что морфологические различия неоантропов (людей современного типа) с палеоантропами (неандертальцами) были обусловлены процессом эволюционного развития всего ствола рода *Homo*.

К моменту возникновения *H. sapiens* род *Homo* обладал почти всеми признаками, характерными для Человека разумного: двуногая походка возникла миллионы лет назад на стадии австралопитековых или даже несколько раньше; начало трудовой деятельности, связанное с использованием передних конечностей, относится к периоду 3—2,5 млн. лет тому назад. Примерно тогда же произошло открытие использования огня. Непрерывно за последние несколько миллионов лет (и особенно активно за последние несколько сот тысяч лет) идет наращивание массы головного мозга. Трудовая деятельность вместе со стадным образом жизни приводит к возникновению речи. Итак, отдельные орды палеоантропов, сильные своей хитростью (развитый мозг), способностью противостоять самым крупным хищникам (орудия), неблагоприятным природным условиям (пещеры, огонь), занимают высшие звенья пищевых цепей во всех районах своего обитания. Но пока это все еще отдельные орды, стада, племена, относящиеся друг к другу всегда враждебно (вплоть до каннибализма). Этого требовал естественный отбор — победа любой ценой, в том числе и ценой жизни своих соплеменников или тем более членов соседних орд. Однако трудовая деятельность требовала передачи накопленного опыта, объединения усилий отдельных индивидов в процессе труда, охоты и защиты. Происходила грандиозная переоценка ценностей. Раньше неандерталец, видимо, мог спокойно съесть больного, старого или раненого члена своей же семьи. Однако существовали какие-то общественные силы, ограничивающие анархию эгоизма у палеоантропов. Преимущества перед другими получили те орды и племена, которые «догадались» позаботиться о стариках и поддержать физически не таких сильных, но полезных своими умственными способностями особей (мастера по выделке орудий, хорошие следопыты и наблюдатели и т. п.). Так

возникала сложная структура стада, племени, орды. Так возникал Человек разумный. Другими словами, *в основе возникновения Человека разумного как вида должны были лежать по существу альтруистические наклонности, определявшие преимущество их обладателей в условиях коллективной жизни.* Неандерталец при встрече с незнакомым неандертальцем проявлял агрессивность, кроманьонец старался узнать что-то новое и полезное для своего племени. Так возникало Человечество.

Некоторые основные этапы развития Человека разумного. Не рассматривая подробно многих замечательных технических и культурных достижений, характерных для наших непосредственных предков на первых этапах существования вида *H. sapiens* (сводящихся в основном к совершенствованию орудий труда и охоты), остановимся на трех моментах.

Первый — небывалое духовное, психическое развитие Человека разумного. Только Человек разумный достиг такого понимания природы, такого уровня самопознания (вспомним, что человек, по философскому определению, это «материя, познающая самое себя»), который сделал возможным создание искусства. Создание искусства особенно убедительно показало, что Человек вышел за рамки действия биологических законов.

Величайшими достижениями эволюции Человека разумного были открытия, приведшие к так называемой *неолитической революции* — приручению животных и окультуриванию растений. Эти эпохальные события были, пожалуй, наиболее крупными на пути овладения *H. sapiens* окружающей средой. До этого человек был полностью зависим от среды при добыче пищи и одежды. После же этих открытий зависимость приобрела иной характер — она стала осуществляться через контроль над некоторыми сторонами среды обитания. Масштабы этой неолитической революции ныне часто недооцениваются. Можно напомнить, что практически все домашние животные и культурные растения созданы нашими далекими предками много тысяч лет тому назад.

Вторым крупнейшим этапом в истории современного Человека была *научно-техническая революция,* в результате которой человек приобрел власть над природой. Техническая мощь человечества ныне такова, что он может по своему желанию менять условия существования в крупных районах нашей планеты, обеспечивать условия для жизни в районах, прежде совершенно недоступных (Арктика и Антарктика, в воздухе, на воде, наконец, в ближнем Космосе). Одновременно с ростом могущества Человечества происходит все более полное раскрытие способностей и наклонностей каждого отдельно взятого человека. Та генетически обусловленная неповторимость, которая присуща любому живому существу (см. гл. 8—9), в сочетании с социальными характеристиками Человеческого общества привела к неисчерпаемому разнообразию творческих индивидуальностей.

Выделенные важнейшие вехи в развитии *H. sapiens* не связаны, как показывают антропологические и археологические данные,

с изменениями физического строения человека. Различия между кроманьонцами и современными людьми намного меньшие, чем различия между отдельными современными этническими группами и расами. Отсутствие уловимых тенденций в изменении строения тела человека за несколько последних десятков тысяч лет косвенно показывает, что *эволюция человека вышла из-под ведущего контроля биологических факторов и идет под действием иных — социальных сил.*

Роль труда в процессе возникновения Человека разумного. Основные особенности человека: развитие центральной нервной системы; руки как органа, способного производить сотни разнообразных движений, недоступных обезьянам; речи как средства общения людей друг с другом и само создание общества как такового — все это является результатом процесса труда, производства. Этот важнейший вывод был сделан Ф. Энгельсом в работе «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека» (1873—1876). Напомним, что само по себе возникновение рода Человека, первым изученным представителем которого мы считаем Человека умелого (*H. habilis*), жившего в Африке свыше 2 млн. лет тому назад, выделяется именно по признаку трудовой деятельности. Не просто использование палки, камня, кости как орудия (такое использование предметов характерно и для современных обезьян и, конечно, было широко распространено среди австралопитеков), но именно производство различных орудий — вот грань, отделяющая человека от обезьяноподобных предков. Все дальнейшее развитие человека связано с совершенствованием процесса производства, в конце концов приведшее человека к власти над природой.

Особенности и единство современных рас

Все современное человечество принадлежит к единому полиморфному виду — *Homo sapiens*. Это единство Человечества основано на общности происхождения, социально-психического развития, на неограниченной способности к скрещиванию людей даже очень различных рас, а также на практически одинаковом уровне общего физического и умственного развития представителей всех рас.

Вид *H. sapiens* распадается на три «большие» расы — австрало-негроидную, европеоидную и монголоидную. *Австрало-негроидная* (экваториальная) раса характеризуется темным цветом кожи, волнистыми или курчавыми волосами, широким и мало выступающим носом, поперечным расположением ноздрей, толстыми губами и рядом черепных признаков. *Европеоидная (евразийская)* раса характеризуется светлой или смуглой кожей, прямыми или волнистыми мягкими волосами, хорошим развитием волосяного покрова на лице мужчин (борода и усы), узким выступающим носом, тонкими губами и также рядом черепных признаков. *Монголоидная* (азиатско-американская) раса характеризуется смуглой или

светлой кожей, прямыми, часто жесткими волосами, средней шириной носа и губ, уплощенностью лица, сильным выступанием скул, сравнительно крупными размерами лица, заметным развитием эпикантуса («третьего века»).

Эти три главные расы различаются и распространением. До эпохи европейской колонизации австрало-негроидная раса была распространена в Старом Свете к югу от тропика Рака; европеоидная раса в Европе, Северной Африке, Передней Азии и Северной Индии; монголоидная раса — в Юго-Восточной, Северной, Центральной и Восточной Азии, Индонезии, Северной и Южной Америке.

Между этими большими расами, каждая из которых состоит из нескольких меньших, существуют переходные расы (рис. 88).

Доказательства единства рас. Несомненно, все основные «человеческие» признаки были приобретены нашими предками до расхождения вида на отдельные расы. Различия между расами касаются лишь второстепенных признаков, обычно связанных с частными приспособлениями к конкретным условиям существования (некоторые примеры таких признаков подробнее рассматриваются далее). По массе же мозга различия между отдельными территориальными группами оказываются бо́льшими, чем между разными большими расами (так, например, средняя масса мозга русских и украинцев 1391 г, а бурятов — 1508 г).

Дополнительными доказательствами единства Человечества служат, например, локализация у представителей всех рас кожных узоров типа дуг на втором пальце (у человекообразных обезьян — на пятом), одинаковый характер расположения волос на голове и др.

Рассмотрим некоторые адаптивные расовые признаки. Темный цвет кожи оказывается приспособлением к солнечному облучению; темная кожа менее повреждается лучами солнца, так как слой меланина в коже препятствует проникновению ультрафиолетовых лучей в глубь кожи и предохраняет ее от ожогов. Подобная защитная окраска сопровождается общей более совершенной способностью к терморегуляции (особенно после перегрева) темнокожих рас. Курчавые волосы на голове негра создают как бы плотную войлочную шапку, надежно защищающую голову от палящих лучей солнца (в самих волосах негров находится больше воздухоносных полостей, чем в волосах монголоидов, что еще более увеличивает термоизоляционные свойства волос). Характерную для тропических рас вытянутую, высокую форму черепа также, видимо, следует рассматривать как своеобразное приспособление, препятствующее перегреванию головы. Очень крупные размеры носовой полости (характерные для некоторых европеоидных рас) возможно, в прошлом и в своем возникновении были связаны с необходимостью создания своеобразной «нагревающей камеры» для холодного воздуха (крупные носы характерны для коренных жителей Кавказа и центральноазиатских нагорий). Отложение жировой клетчатки на лице у детей монголоидов могло в прош-

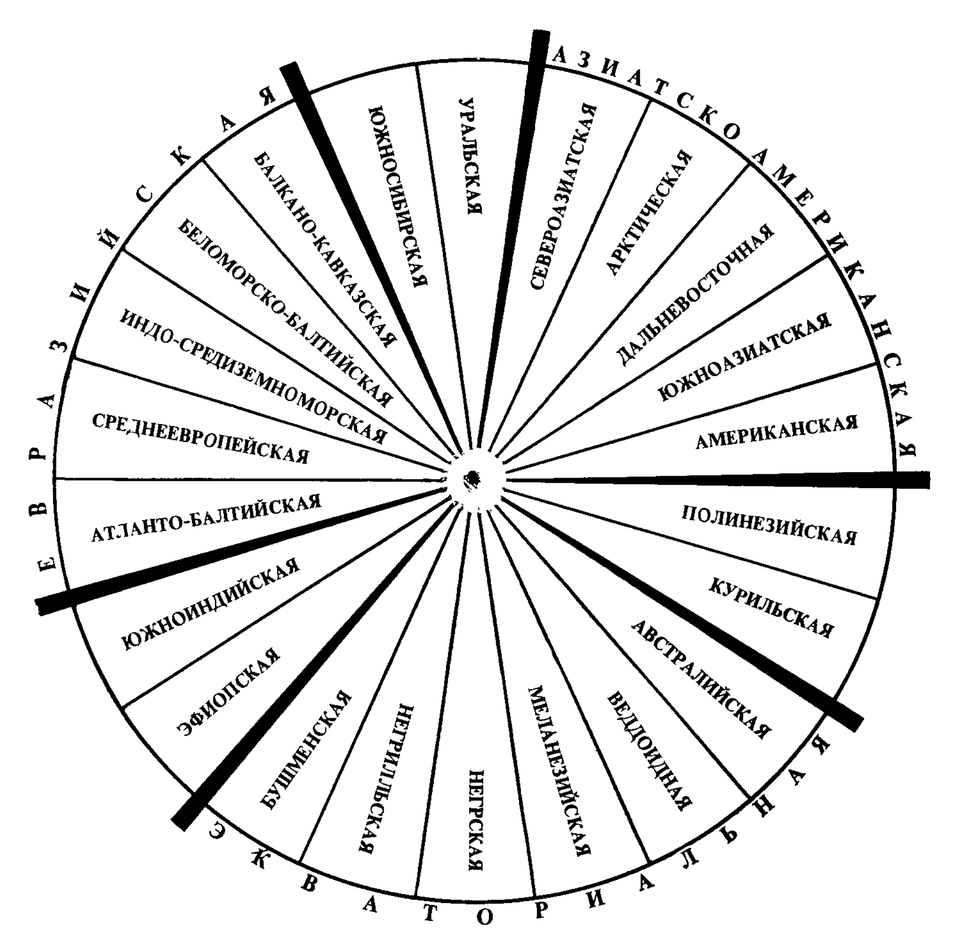


Рис. 88. Схема взаимоотношения современных рас человека (из Я. Я. Рогинского и М. Г. Левина, 1963)

лом иметь приспособительное значение, как адаптация против обмерзания в условиях холодных континентальных зим. Узость глазной щели, складка века, эпикантус, характерные для монголоидов, также могут иметь приспособительный характер как особенности, помогающие предохранять глаз от ветра, пыли отраженного от снегов солнечного света.

История формирования рас. Судя по ископаемым находкам, а также по особенностям биохимического состава крови и другим признакам, можно сказать, что негроидная и европеоидная расы несколько ближе друг к другу и, вероятно, имеют один общий корень. Облик таких «негро-европеоидов» близок облику современных австралийских аборигенов — людей со светлой и смуглой кожей, частично европеоидными, частично негроидными чертами лица. Разделение Человечества на монголоидную и европеоидно-нег-

роидную расы произошло раньше. Напомним, что концепция широкого моноцентризма допускает возможность объединения и смешения распространявшихся из Восточного Средиземноморья и Передней Азии прогрессивных форм неоантропов с досапиенсными формами (до того момента сравнительно изолированно и на протяжении большого числа поколений жившими по всей Ойкумене).

В дальнейшей истории заселения Земли Человечеством важными этапами было проникновение предков современных австралийских аборигенов в Австралию и представителей монголоидной расы сначала в Северную, а затем и в Южную Америку. Все эти события происходили 40—30 тыс. лет назад и отражают последние этапы становления человека современного типа. Интересно, что развивавшиеся затем в условиях сравнительно большой изоляции американские племена утратили часть характерных монголоидных черт (еще раз свидетельство вторичности расовых признаков и их сравнительно большой изменчивости).

Нам остается рассмотреть интересный вопрос о действующих ныне в человеческом обществе эволюционных силах.

Особенности современного этапа эволюции человека

Выше подробно рассмотрены элементарные эволюционные факторы, действующие в природе и являющиеся причиной изменения видов (см. часть III). С возникновением Человека как социального существа биологические факторы эволюции постепенно ослабляют свое действие и ведущее значение в эволюции человечества приобретают социальные факторы. Однако Человек по-прежнему остается существом живым, подверженным законам, действующим в живой природе. Все развитие человеческого организма идет по биологическим законам. Длительность существования отдельного человека ограничена опять-таки биологическими законами: нам надо есть, спать и отправлять другие естественные физиологические потребности, присущие нам как представителям класса млекопитающих. Наконец, процесс размножения у людей протекает аналогично этому процессу в живой природе, полностью подчиняясь всем генетическим закономерностям. Итак, совершенно ясно, что человек как индивид полностью остается во власти биологических законов. Совершенно иное дело оказывается в отношении действия эволюционных факторов в Человеческом обществе. Кратко рассмотрим основные черты действия элементарных эволюционных факторов в человеческом обществе.

Естественный отбор как основная и направляющая сила эволюции живой природы с возникновением общества, общественной организации, с переходом живой материи на новый социальный уровень развития резко ослабляет свое действие и перестает быть ведущим эволюционным фактором. Было бы, однако, неправильно полностью отрицать существование отбора в человеческом обществе. Отбор остается в виде силы, сохраняющей достигнутую к мо-

менту возникновения Человека разумного биологическую организацию, выполняя известную стабилизирующую роль.

Мутационный процесс — единственный эволюционный фактор, который в основном сохраняет свое былое значение в человеческом обществе. В самом деле, мутации, исходя из биологических свойств организма Человека, возникают по-прежнему и с той же частотой, какая была характерна для него в прошлом. Напомним, что в среднем большинство мутаций возникает с частотой 1:100 000—1:1 000 000 гамет. Примерно один человек из 40 000 несет вновь возникшую мутацию альбинизма; с такой же (или очень близкой) частотой возникает мутация гемофилии и т. д. Вновь возникающие мутации постоянно меняют генотипический состав населения отдельных районов, обогащая его новыми признаками. Давление мутационного процесса, как известно, не имеет определенного направления. В условиях человеческого общества вновь возникающие мутации и генетическая комбинаторика ведут к постоянному поддержанию уникальности каждого индивида. Социальные же процессы ведут к увеличению возможности более полного раскрытия этой индивидуальности. В последние десятилетия темп спонтанного мутационного процесса в ряде районов нашей планеты может несколько повышаться за счет локального загрязнения биосферы сильнодействующими химическими веществами или радиацией.

Изоляция как эволюционный фактор еще недавно играла заметную роль. С развитием средств массового перемещения людей на планете остается все меньше генетически изолированных групп населения. Нарушение изоляционных барьеров имеет большое значение для обогащения генофонда всего человечества. В дальнейшем эти процессы неизбежно будут приобретать все более широкое значение и все человечество с генетической точки зрения в далеком будущем будет представлять, наверное, огромное панмиктическое общество.

Последние из элементарных эволюционных факторов — *волны численности* еще в сравнительно недавнем прошлом играли заметную роль в развитии Человечества. Напомним, что во время эпидемии холеры и чумы всего лишь несколько сот лет тому назад население Европы сократилось в несколько (!) раз. Такое сокращение могло быть основой для ряда случайных, ненаправленных процессов изменения генофонда населения отдельных районов. Ныне численность Человечества не подвержена таким резким колебаниям. Поэтому влияние волн численности как эволюционного фактора может сказываться лишь в очень ограниченных локальных условиях.

Итак, краткое рассмотрение возможного действия элементарных биологических эволюционных факторов в современном обществе показывает, что неизменным, видимо, осталось лишь давление мутационного процесса. Давление естественного отбора, волн численности и изоляции резко сокращается. В перспективе значение двух последних факторов, видимо, вовсе сойдет на нет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несомненно, что Человек разумный — *Homo sapiens* возник в результате процесса биологической эволюции от одной из ветвей филогенетического древа отряда приматов. При этом особенности, ныне характеризующие человека и выделяющие его из животного царства, возникли не сразу и не одновременно, а на протяжении миллионов лет. Так, прямохождение, освободившее руки для труда, возникло на ранней стадии развития австралопитеков и окончательно оформилось ко времени возникновения рода *Homo*, несколько миллионов лет тому назад.

Увеличение массы головного мозга шло также длительное время — не менее нескольких миллионов лет; на последних этапах этого процесса происходило не нарастание массы мозга, а некоторая конструктивная перестройка этого органа, видимо, связанная с развитием социального начала в психике человека. Самым существенным этапом на пути развития Человека разумного явилось возникновение трудовой деятельности, производства орудий труда; это событие, хотя и растянутое, несомненно, на многие поколения в истории развития Человека является качественным скачком, поворотным моментом от истории биологической (филогенеза) к истории социальной.

Своеобразие эволюции рода *Homo* в том, что биологические эволюционные факторы постепенно теряют свое ведущее значение, уступая социальным факторам. Возникший в процессе эволюции, как часть животного мира, Человек разумный в результате общественно-исторического развития настолько выделился из природы, что приобрел власть над ней. Насколько разумно и дальновидно сумеет он использовать эту власть — вопрос будущего. Эволюция рода *Homo* показывает, что Человечество до сих пор всегда успешно справлялось с возникавшими в ходе этого процесса задачами.

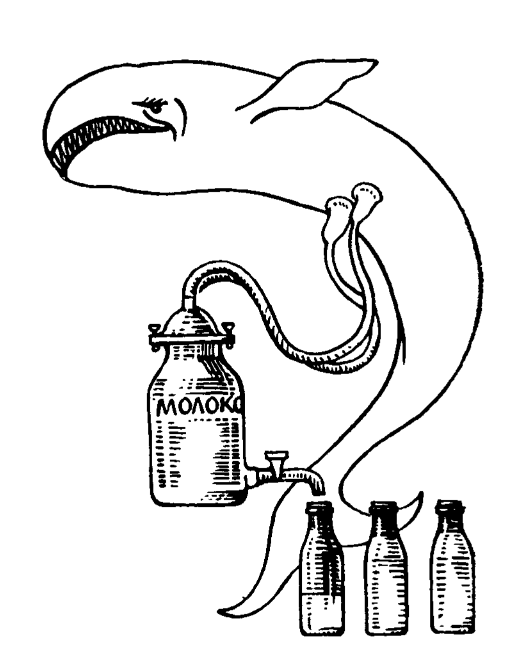
* * *

Среди проблем макроэволюции в этом разделе были рассмотрены такие, как эволюция филогенетических групп, органов и функций, онтогенеза, прогресс и становление Человека. Во всех проанализированных случаях процессы макроэволюции в конце концов оказываются обычными процессами формирования адаптаций. Как было показано в предыдущей части формирование адаптаций первично протекает на микроэволюционном уровне. Поэтому нет оснований для противопоставления микро- и макроэволюционных явлений.

* * *

ЧАСТЬ V

ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ



* * *

В наше время — время активного изменения биосферы Земли человеком, эволюционное учение приобретает характер одной из самых важных биологических дисциплин; именно теория эволюции дает нам возможность понять оптимальную стратегию взаимоотношения человека и окружающей живой природы, позволяет ставить вопрос о разработке принципов «управляемой эволюции» (Н. И. Вавилов). Отдельные элементы такой управляемой эволюции уже сегодня просматриваются, например, в создании устойчивых и продуктивных агроценозов, в попытках не простого промыслового использования, а хозяйственного управления эволюцией отдельных видов животных и растений. Но для перехода к настоящей управляемой эволюции биосферы еще очень много предстоит выяснить. Для сознательного проведения интересных с теоретической и с практической точек зрения исследований необходимо знание не только достижений современной теории эволюции, но и ее нерешенных проблем.

* * *

ГЛАВА 18

НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

Было бы неправильно считать, что современная теория эволюции уже решила все эволюционные проблемы и на все вопросы имеет готовые ответы. Бесконечное поступательное развитие науки определяет постановку новых проблем перед любой, самой совершенной и, казалось бы, законченной научной теорией. Эволюционное учение не исключение из этого правила. Эволюционное учение, как и всякое действительно живое научное направление, постоянно обращается к нерешенным прежде или вновь возникающим проблемам и в процессе их решения либо углубляет и детализирует уже сложившиеся точки зрения, либо выясняет ограничения сферы действия тех закономерностей, которые прежде казались всеобщими, либо вскрывает совершенно новые закономерности, включая прежде открытые в качестве частных случаев. Наконец, в процессе исследования каких-то проблем может оказаться и так, что эти проблемы окажутся основанными на неверной исходной постановке вопросов.

Роль ненаследственной изменчивости

Вопрос о значении «ненаследственной изменчивости» в эволюции уже рассматривался в III части. При этом было обращено внимание на большую роль фенотипа в процессе естественного отбора. Здесь мы еще раз рассмотрим этот вопрос, так как до сих пор бытуют неправильные, основанные на неверных исходных предпосылках, утверждения.

Из принципиальной ошибочности гипотезы так называемой «адекватной изменчивости» никак не следует отказ от признания огромного значения роли ненаследственной, фенотипической изменчивости в эволюции. Роль фенотипа в эволюции важна прежде всего потому, что естественный отбор идет по фенотипам — именно фенотипы реально погибают или отбираются в процессе микроэволюции. Естественному отбору «безразлично», строго ли генетически детерминирован данный признак или он возник как один из множества вариантов в пределах наследственно обусловленной нормы реакции. Лишь в чреде поколений, при длительном отборе,

скажется преимущество особей, чьи полезные в данных условиях особенности оказываются наследственными.

Обсуждая вопрос о роли генотипа и фенотипа в эволюции, нужно заметить, что постановка вопроса: «Что важнее — генотип или фенотип?» — неправомочна, антидиалектична. Важно и то и другое. Вспомним, что вся наблюдаемая фенотипическая изменчивость (фенотип в широком смысле слова) складывается из *генотипической компоненты,* строго определяемой наследственными особенностями, и *паратипической компоненты,* представляющей результат влияния конкретных условий среды на развитие определенной наследственной программы (генотипа) в данных условиях. Это определяет его двойственную роль в процессе эволюции. Ни одно наследственное изменение не может пройти контроль естественного отбора, если не окажется удачно «встроенным» в уже существующую фенотипическую организацию и если нарушит общую жизнеспособность особи. Итак, для *эволюции важны лишь наследственные изменения и особенности, которые фиксируются в генотипе, но сам факт, сможет ли данная особь передать свои наследственные особенности потомству, решает отбор фенотипов.*

При оценке относительного значения генотипа и фенотипа в эволюции необходимо учесть, что, строго говоря, ненаследственных признаков нет: любой признак в той или иной степени наследственный. При этом одни фенотипические особенности организма детерминированы с высокой определенностью (например, семь шейных позвонков у подавляющего большинства видов млекопитающих), для других признаков наследственно определен весьма широкий спектр возможных значений (норма реакции), в пределах которой условия внешней среды могут сдвинуть выражение данного признака в ту или иную сторону (например, развитие особей некоторых видов зверей в более холодных условиях ведет к большей густоте шерсти по сравнению с той, что наблюдается у особей, развивающихся в тепле).

В процессе эволюции возможно постепенное замещение ненаследственной изменчивости наследственной. Как известно, спектр возможных мутаций настолько разнообразен, что затрагивает практически все свойства и особенности видов. При длительном существовании данной популяции в стабильных условиях направление естественного отбора будет также очень стабильным. При этом если какое-либо свойство прежде характеризовалось широкой нормой реакции (внешне проявляющейся в «ненаследственной» изменчивости), то во многих поколениях произойдет отбор наследственных программ развития, определяющих более стабильное выражение данного свойства. Тогда в общей фенотипической изменчивости увеличится доля генотипического и соответственно уменьшится доля паратипического элемента. По устаревшему выражению, произойдет *«замещение модификаций мутациями».* При увеличении разнообразия внешних условий, скажущемся и на действии отбора, в эволюции группы могут произойти обратные изменения. Признак, ранее строго детерминированный генетически,

станет наследственно определяться лишь в общих чертах — произойдет *расширение нормы реакции* (И. И. Шмальгаузен).

Спор об относительной роли наследственного и ненаследственного генотипа и фенотипа в эволюции имеет сейчас значение лишь как определенная веха в развитии эволюционно-генетических представлений. Никакой эволюции вне наследственного быть не может, но приобретение любой наследственной особенности популяцией и видом может произойти только через отбор фенотипов.

Принципы монофилии и полифилии

Проблема монофилии является примером того, как накопление новых данных заставляет ограничить сферу приложимости некоторых, еще недавно казавшихся всеобщими принципов.

Принцип монофилии — происхождения групп от одной предковой формы — основа современной филогенетической систематики. Однако в современной трактовке принципа монофилии происходят некоторые важные изменения. Еще Ч. Дарвин считал, что новый вид происходит не от одной, а от многих особей. Сегодня это положение полностью подтверждено развитием учения о микроэволюции: ясно, что элементарной эволюционной единицей является не особь, а отдельная популяция. Уже поэтому выражение «происхождение от единого предка» нельзя понимать буквально. *Монофилитической называется группа, происходящая от одной группы того же таксономического ранга.* Например, разные семейства современных ластоногих млекопитающих (ушастые и настоящие тюлени) произошли от разных групп видов, принадлежащих, видимо, даже к разным семействам отряда хищных. Однако это не дает основания для признания современного отряда ластоногих полифилитической группой: весь отряд ластоногих произошел от одного отряда хищных.

Другой пример. Класс млекопитающих характеризуется определенным набором основных признаков и свойств, отличающих их от рептилий. Этот набор признаков (в частности, постоянная теплокровность, живорождение, вскармливание детенышей молоком и ряд анатомических особенностей) возникли, как показывают палеонтологические материалы, не в одной, а в нескольких разных группах рептилий и в разное время (см. рис. 85). Тем не менее весь класс млекопитающих надо считать монофилитической группой: он возник от одного таксона того же ранга (от класса рептилий).

В то же время сейчас много примеров того, как по мере накопления данных по морфологии, палеонтологии, особенностям образа жизни отдельных групп их приходится разделять на самостоятельные. Так было с отрядом грызунов (Glires), в который еще недавно включали в качестве подотрядов зайцеобразных и двурезцовых грызунов. Теперь нет сомнения, что сходство этих двух групп с грызунами внешнее, конвергентное (см. гл. 2, 13, 14), и ныне они

выделены в самостоятельные отряды Lagomorpha и Rodentia, имеющие разное происхождение. Еще недавно в один отряд хищных птиц объединяли соколов и сов — две совершенно различные по происхождению группы птиц. Как только выясняется полифилитический характер таксонов, их следует разделять; вся современная филогенетическая система прочно основана на принципе монофилии.

Однако проблема монофилии не исчерпывается признанием концепции «широкой монофилии»: происхождением одного таксона от другого такого же систематического ранга. В главе 12 приводились некоторые из многочисленных примеров гибридогенного видообразования. Напомним, что многие виды ирисов, табаков, полыни, костров, мятликов и других растений имеют, несомненно, гибридогенное происхождение (путем аллополиплоидии — гибридизации с последующим удвоением числа хромосом). Это означает, что *на микроэволюционном уровне полифилия возможна*. Возможность возникновения нового рода посредством гибридизации, т. е. полифилитически, доказана экспериментально (см. рис. 64). Сейчас известен целый ряд природных межродовых гибридогенных форм. Среди них рябинокизильник (*Sorbocotaneaster*), распространенный на юге Якутии, ячмень — клинэлимусовый гибрид (*Hordeum* × *Clinelymus*), распространенный на Памире, гибрид между алычей и абрикосом — в Молдавии. Итак, существующие генетические механизмы (аллополиплоидия) позволяют в определенных случаях прорвать барьер внешней стерильности, характерный для видовых форм в природе; это и ведет к полифилитическому возникновению видов. В этих случаях так называемое *сетчатое родство*, которым связаны все популяции внутри вида, обменивающиеся генетической информацией, оказывается частично характерным и для групп видового ранга.

Другим фактом, заставляющим по-иному взглянуть на всеобщность и обязательность проявления принципа монофилии в возникновении природных таксонов, является существование огромной и разнообразной группы лишайников. Известно, что лишайники — своеобразные комплексные организмы, которые состоят из зеленых водорослей и грибов аско- или базидиомицетов. Образующие лишайники грибы не могут жить без водорослей. Существует около 10 000 видов лишайников, составляющих особый класс (Lichenes). При этом возникает своеобразная ситуация: одновременно существуют филогенетические системы, включающие порознь водоросли, с одной стороны, и аско- и базидиомицеты — с другой. В то же время существует своя, особая, не совпадающая ни с одной из первых, самостоятельная филогенетическая система для лишайников как целых организмов. В целом лишайники как систематическая группа организмов имеют в прямом смысле слова полифилитическое происхождение.

При обсуждении проблемы полифилии приходится вспомнить и убедительную гипотезу о симбиогенном происхождении основных групп современных организмов путем последовательного объеди-

нения аэробных бактерий и микроплазм (см. гл. 3). Если эта гипотеза верна, то это позволяет говорить о полифилитическом происхождении типов и царств живой природы.

Итак, разнообразие эволюционных путей живой природы оказывается большим, чем это предполагалось еще недавно: в некоторых специальных случаях в процессе эволюции могли на разных уровнях вторично возникать полифилитические таксоны. Однако *признание полифилитического характера отдельных таксонов не нарушает общего представления о принципиально монофилитическом ходе эволюционного процесса.* К этому остается добавить, что в изученных случаях полифилии на видовом уровне ведущими эволюционными силами оказывались хорошо известные из микроэволюционного учения элементарные факторы эволюции: естественный отбор, изоляция, мутационный процесс, волны численности.

Направленность эволюционного процесса

Одной из интересных современных проблем эволюционного учения является проблема направленности эволюции определенной группы. Выше часто подчеркивалась возможность действия естественного отбора по любому признаку или свойству и возможность изменения любого наследственного признака в достаточно длительной чреде поколений. Однако было бы неверным на основании этого делать вывод о безграничности возможностей эволюции конкретной группы.

Проблема направленности имеет два основных аспекта: собственно проблема направленной эволюции и проблема реально существующих ограничений в эволюции того или иного филума. Рассмотрим эти направления более подробно.

В конце XIX в. Т. Эймер выдвинул идеалистическую концепцию *ортогенеза* (направленного развития), которую он противопоставил теории Ч. Дарвина. Согласно этой концепции (впоследствии с близкой системой взглядов — концепцией номогенеза — выступил Л. С. Берг) эволюция осуществляется не на основе отбора случайно возникающих наследственных уклонений, как предполагал Ч. Дарвин, а на основе реализации неких внутренних законов («номо» — закон); эволюция на основе закономерностей (*номогенез*) была противопоставлена эволюции на основе случайности (тихогенез).

Сейчас можно сказать, что подобное противопоставление оказалось неточным. Неточным уже потому, что «эволюция по Дарвину» осуществляется не чисто случайно, а на основе определенных закономерностей, главные из которых были рассмотрены в третьем разделе настоящего курса. С другой стороны, концепция номогенеза ни необходима, ни достаточна для объяснения подавляющего большинства наблюдаемых эволюционных процессов.

Говоря о развитии на основании определенных «внутренних законов», исследователи приводили многочисленные примеры, как

бы действительно подтверждающие направленный характер эволюции: например от пятипалого предка до однопалой современной лошади можно провести прямую линию, внешне как бы выражающую реализацию «внутренней закономерности» потери пальцев ноги (см. рис. 6). Адаптации, внешне производящие впечатление направленности, реализуются в ходе эволюции едва ли не всех достаточно подробно изученных филогенетических стволов (см. рис. 7, 85, 87).

Теория отбора дает всем этим случаям однозначное и ясное объяснение: на каждом из этапов эволюции естественный отбор оставлял особи с особенностями, лучшими в определенных условиях. Если условия существования группы сохранялись стабильными достаточно длительное время, направление действия отбора в ряду поколений также оставалось стабильным. Так отбор направлял эволюцию по определенному руслу. Внешняя направленность, выражающаяся в развитии определенных особенностей строения в ходе эволюции, обусловлена не «внутренними закономерностями», а направленным действием отбора.

Все примеры направленного развития находят удовлетворительное объяснение принципом естественного отбора мелких наследственных уклонений. Однако у проблемы направленности в эволюции есть и второй аспект: существование тех или иных эволюционных *«запретов»*. Например, у червеобразного существа практически нет онтогенетических предпосылок для формирования крыльев, но такие предпосылки есть у млекопитающих (в виде подвижного скелета конечностей и подвижной кожи). У человека нет онтогенетических предпосылок для формирования кисточки на кончике хвоста потому, что у него нет развитого хвоста, но такие предпосылки есть у других млекопитающих с развитым хвостом. Эти несколько упрощенные примеры наглядно показывают, что *изменчивость признаков и свойств в пределах популяции у любого вида живых организмов всегда ограничена.*

Выяснение системы запретов в эволюции той или иной группы в настоящее время является перспективным путем предвидения возможных путей эволюции группы в дальнейшем. Часто такие системы запретов бывают связаны с некоторыми физико-химическими или структурно-механическими свойствами живых организмов. Поясним это аналогией со строением кристаллов в неорганической природе. Специальными исследованиями установлено, что возможно существование только 231 формы кристаллических решеток (расположения структурных компонентов внутри кристалла). И все существующее разнообразие кристаллов ограничено числом вариантов, определяемых физико-химическими свойствами атомов и молекул. Аналогичные системы запретов существуют в живой природе. Необходимость снабжения листа зеленого растения питательными веществами, оттока синтезированных продуктов в другие части растения, а также необходимость механической поддержки листовой пластинки определяет систему структурно-механических запретов в эволюции формы листовой пластинки, включающую все

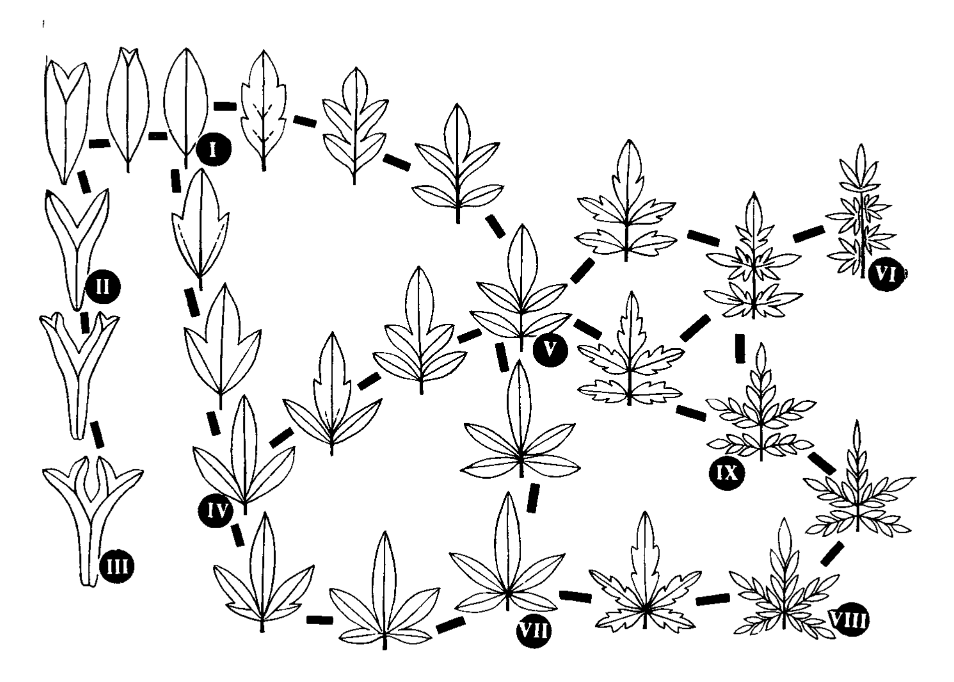


Рис. 89. Схема взаимоотношений всех возможных вариантов формы листовой пластинки растений. Пример ограничений в эволюции, накладываемых структурно-механическими «запретами» (ориг. рис. С. В. Мейена) *I—IX* — последовательный порядок вариантов формы

возможные варианты формы листа как органа фотосинтеза (рис. 89). Выражением существования неких «объективных эволюционных запретов» является и то обстоятельство, что природа за миллиарды лет эволюции не «изобрела» колеса как эффективного способа передвижения. Несомненно, это произошло потому, что существует определенная система структурно-механических запретов. Выяснение таких систем запретов — не простое дело, как это может показаться на первый взгляд. Известно, например, что акуловые рыбы могут жить на значительных глубинах и в поверхностных слоях воды, в открытом море и на мелководье, но не могут жить в пресных водах — у них иной тип водно-солевого обмена со средой, нежели у костистых рыб. Налицо существование запрета, основанного на морфофизиологических особенностях организации группы. Однако известен один (!) вид акул, способный жить в пресных водах (амазонская акула). Каким-то образом в процессе эволюции здесь, вероятно, система запрета оказалась преодоленной. Изучение таких исключений из правила чрезвычайно интересно. Они — свидетельство необычных путей эволюционного процесса.

Чем выше ранг таксона, тем меньше в целом число запретов. Млекопитающие как класс освоили все имеющиеся на планете

адаптивные зоны (почва, вода, воздух), тогда как отдельные отряды млекопитающих в процессе специализации приобрели многочисленные системы запретов, препятствующие проникновению в ту или иную зону (например, китообразные — систему запретов жизни на суше, рукокрылые — жизни под землей, и т. п.).

Итак, в основе эволюции, производящей впечатление направленности, лежит, с одной стороны, *направленное действие естественного отбора* на протяжении значительного числа поколений, а с другой стороны, *система запретов* (обусловленная морфофизиологической организацией и онтогенетическими особенностями данной группы, а в конечном итоге — ее генотипическими особенностями). Однако, как многократно подчеркивалось ранее, любые морфофизиологические, онтогенетические и генотипические особенности сами по себе есть результат предшествующей эволюции (и действия отбора в прошлом).

Таким образом, современная эволюционная теория не только не отвергает явление направленности в эволюционном развитии, но, напротив, подчеркивает его как необходимое следствие дарвинского понимания характера протекания процесса эволюции.

Взаимодействие элементарных эволюционных факторов

Одной из самых важных задач в области развития микроэволюционных исследований является изучение роли отдельных элементарных эволюционных факторов в природных популяциях. Известно лишь ограниченное число точных работ, в которых достаточно подробно и на значительном материале проанализированы роль изоляции, волн численности, мутационного процесса и естественного отбора в возникновении тех или иных микроэволюционных изменений популяций и их групп.

Конечно, теоретически и экспериментально в лабораторных условиях действие этих факторов изучено весьма полно. Однако реальные соотношения, складывающиеся в природных условиях при взаимодействии элементарных эволюционных сил, остаются в подавляющем большинстве случаев недостаточно выясненными. Предстоит значительная по объему работа на самых разных объектах, в самых разных условиях. Уже сейчас выясняются два возможных направления таких исследований. Первое состоит в изучении сравнительно большого числа популяций внутри вида с учетом истории отдельных частей ареала, возникновения и исчезновения изоляционных барьеров и определения возможных направлений естественного отбора в разных природных условиях. Другое направление — тщательное, на протяжении сравнительно большого числа поколений, исследование отдельных популяций, непосредственный анализ динамики изменения их генотипического состава. При первом направлении исследований возможно вскры-

тие влияния изоляции и естественного отбора, во втором — определение роли популяционных волн, естественного отбора и изоляции.

Сложность взаимодействия элементарных эволюционных факторов в природе приводит к тому, что крайне редко удается создать математическую модель взаимодействия элементарных факторов, представляющую одно уравнение. Решение его не может быть однозначным относительно влияния того или иного эволюционного фактора.

Без изучения отдельных эволюционных факторов в природе и выяснения основных черт их взаимодействия, невозможно перейти к следующему важному шагу: описанию многообразных форм микроэволюционного процесса.

В решении этих весьма сложных задач определяющее значение приобретает проникновение современных популяционно-генетических методов исследования в изучение природных популяций — развитие *фенетики* популяций.

Проблема вида

В проблеме вида много интересных вопросов, заслуживающих исследования. Однако важно подчеркнуть еще раз то, что современные генетико-эволюционные определения вида (и популяции) относятся только к перекрестно-размножающимся организмам. Генетическое единство как главный критерий неприложимо в полной мере к популяциям агамных, облигатно-партеногенетических и самооплодотворяющихся видов. Однако и у таких организмов вид как качественный этап эволюционного процесса должен реально существовать.

Формулировка понятия вида (и популяции) у таких форм, видимо, должна быть основана на общности исходного генетического материала и на точном учете места, занимаемого данной формой в биогеоценозе или целой системе биогеоценозов.

Очень интересна и до конца еще не решена проблема вида в палеонтологии. Известно, что в палеонтологии понятие «вид» не вполне сопоставимо с таковым в неонтологии. В неонтологии, в данный момент времени, мы всегда имеем как бы срез одной из ветвей филогенетического древа. Именно в плоскости этого среза и осуществляется обмен генетической информацией между отдельными популяциями — главный процесс, интегрирующий вид как единое целое в эволюции. В палеонтологическом материале исследователь имеет дело обычно с другой плоскостью рассмотрения филогенетического ствола — всегда по вертикали, по временной оси. Выше говорилось, что участок филогенетического ствола, эквивалентный виду в неонтологии, в палеонтологии правильнее называть не видом, а *фратрией*.

Рано или поздно, с накоплением палеонтологических данных о распространении вымерших организмов со значительным уточнением возраста ископаемых остатков, с проникновением в палеон-

тологию фенетических методов исследования, несомненно, возникнет возможность более точно сопоставить вид (фратрию) в палеонтологии и вид в неонтологии. Пока же всегда надо иметь в виду, что палеонтологические «виды» не вполне эквивалентны видам современным.

Проблема моделирования эволюции

В последние десятилетия в связи с широким распространением кибернетических подходов появилась возможность моделировать эволюционный процесс[1]. Моделирование эволюционного процесса позволяет, в частности, исследовать возможные влияния отдельных факторов на ход эволюции, их взаимодействие, выяснить в некоторых случаях возможные направления и результаты процесса эволюции.

При применении современных быстродействующих ЭВМ с большой памятью возникает возможность как бы резко ускорить «процесс эволюции» и составить прогноз развития эволюционных событий в том или ином направлении, при различном сочетании условий.

Особое внимание при моделировании процесса эволюции приходится уделять выбору необходимых и достаточных исходных предпосылок. Можно заложить в машину и «проиграть» различнейшие варианты взаимодействия тех или иных эволюционных сил в той или иной эволюционной «обстановке», но если упустить какой-либо один из ведущих компонентов, то результаты моделирования могут получиться обратные реально существующим в природе.

Определить набор необходимых и достаточных посылок для создания модели — дело очень сложное.

Такие работы целесообразно организовывать только в тесном контакте математиков и биологов.

Проблема эволюции биогеоценозов

Если в настоящее время столько нерешенных или недостаточно выясненных вопросов возникает при изучении эволюции даже на популяционно-видовом уровне, то изучение закономерностей эволюции биогеоценозов, можно сказать вполне определенно, находится еще в начальной стадии. Эволюция любого биогеоценоза складывается из сопряженной эволюции множества (обычно не

---

[1] Как известно, под моделированием понимается метод опосредованного оперирования объектом, при котором исследуется не сам объект, а вспомогательная система (модель), способная заменять объект на определенных этапах познания; такое исследование в конечном счете может дать информацию о самом моделируемом объекте.

менее нескольких сот, а часто и многих тысяч) популяций отдельных видов.

Совершенно естественно, что эволюционные изменения отдельных видов вызывают какие-то изменения и в биоценозе, в который они входят. Изменения биоценоза, в свою очередь, должны сказаться на процессе изменения биогеоценоза. Исследования такого рода очень сложны, и пока, видимо, нет ни одного достаточно хорошо проанализированного примера. Пока можно лишь говорить об основных чертах изменений некоторых ландшафтов: сведения о смене ландшафтов в процессе истории развития отдельных участков Земли дают для этого некоторые объективные основания. В этом направлении намечаются интересные исследования, например, связанные с анализом скорости и формы эволюции фитоценозов с помощью методов спорово-пыльцевого анализа. Конечно, для широкого развития таких эволюционно-биогеоценотических исследований еще предстоит разработать специфические приемы и методы.

Имеющиеся данные позволяют предполагать, что исследователей в этом направлении ждут весьма интересные находки. Все четче оформляется вывод о том, что стабильность (устойчивость в процессе эволюции) биогеоценоза тем выше, чем сложнее он по составу (А. А. Ляпунов, Н. В. Тимофеев-Ресовский). Одни из сложнейших биогеоценозов — лесные биогеоценозы средней полосы — поразительно стабильны на протяжении десятков и сотен тысяч лет.

Развитие исследований в области эволюции биогеоценозов имеет большое значение в связи с быстротой антропогенных изменений различных участков биосферы; они будут одними из основных среди эволюционных работ ближайшего будущего.

Несомненно, что знания закономерностей эволюции отдельных популяций, их групп и целых видов должны в будущем быть интегрированы в учении об эволюции биогеоценозов. Будущая управляемая эволюция еще в большей степени будет касаться эволюции биогеоценозов, чем эволюции отдельных видов или популяций. В недалеком будущем раздел об эволюции биогеоценозов в любом курсе эволюционного учения будет занимать не меньший объем, чем сегодня занимает учение о микро- и макроэволюционном процессе.

Эволюция эволюционных механизмов

Несомненно, что историческому изменению подвергались не только группы и сообщества особей, но и сам эволюционный механизм. Например, возникновение полового размножения, раздельнополости было одним из существеннейших моментов, определивших многие современные черты протекания эволюционного процесса. Не оставались неизменными и отдельные компоненты сложного микроэволюционного механизма эволюции. Темп спонтанного мутационного процесса, сформировался в процессе эволюции как ре-

зультат взаимодействия многих различных влияний. По-разному в разные (особенно первые) эпохи развития биосферы Земли должны были взаимодействовать и остальные элементарные эволюционные факторы. Популяционно-видовой уровень организации живого также сложился не сразу, а в результате длительной и сложной «допопуляционной» эволюции. Все эти и многие другие вопросы *«эволюции эволюции»* еще ждут своих исследователей.

Более или менее изучен только (в смысле, привлекавшем большее внимание исследователей) вопрос о возникновении и развитии естественного отбора в эволюции жизни. Предполагается, что естественный отбор существовал до возникновения жизни как таковой еще на предбиологических этапах развития органического мира.

Знание путей эволюции эволюционных механизмов в прошлом должно помочь решить главную задачу будущего — разработку основ управляемой эволюции. Не исключена возможность, что в обозримом будущем в ноосфере возникнут иные, чем в неконтролируемой разумом человека природе, механизмы эволюционного процесса.

О соотношении микро- и макроэволюции

Существуют представления, согласно которым процессы и закономерности макроэволюции якобы необъяснимы исходя из учения о микроэволюции. Предполагается, что возникновение больших органических систем (родов, семейств и так далее), которые являются объектами макроэволюции, происходит на основе принципиально других факторов и закономерностей не проявляющихся на популяционно-видовом уровне. Заметим, что у сторонников такого взгляда нет каких-либо достоверных естественнонаучных фактов, подтверждающих это мнение.

Рассуждения же о существовании непонятных или необъяснимых микроэволюцией эволюционных явлений умозрительны и близки к давно завершенному спору между катастрофизмом и актуализмом.

При последовательной постановке вопроса о несводимости макроэволюции к микроэволюции нужно еще доказать необходимость выделения специального макроэволюционного уровня организации жизни. Однако при современном уровне знаний нет оснований говорить о возможности выделения такого уровня, потому что все макроэволюционные феномены в конце концов состоят из микроэволюционных явлений и событий. Поэтому, в принципе, анализ процессов макроэволюций может быть проведен исходя из понятий и закономерностей известных в учении о микроэволюции. В настоящее время нет каких-либо оснований отрицать возможность объяснения эволюционных явлений крупного масштаба (выше видового уровня) процессами, протекающими на микроэволюционном

уровне. Все самые сложные на первый взгляд макроэволюционные феномены, без потери их специфики, объяснимы понятиями микроэволюции: все, что возникает на макроэволюционном уровне, связано прежде всего с преобразованием популяций и вида и ведет к формированию приспособлений. Эти процессы, как показано выше, и составляют содержание учения о микроэволюции. Разделение макро- и микроэволюции, проведенное в данном пособии, вызвано не соображениями их принципиального различия, а желанием более подробно рассмотреть эволюционные явления разного масштаба.

«Недарвинская эволюция»

В связи с успехами молекулярной биологии в анализе генетического кода среди некоторых биохимиков распространилась концепция так называемой «недарвинской» эволюции, сводящаяся к отрицанию ведущей роли отбора в эволюции. По мнению этих исследователей, отбор является лишь фактором — «редактором», вносящим поправки в то, что независимо от отбора создается на молекулярно-генетическом уровне организации жизни. Но такое понимание роли отбора возвращает нас к началу XX века, когда высказывались сомнения в творческом характере деятельности естественного отбора и отбор представлялся лишь как «браковщик», «сито» и т. п.

В современном молекулярно-генетическом варианте концепция отрицания творческого характера действия отбора основана на предположении о *селективной нейтральности* многих мутаций. В свою очередь предположение о нейтральности мутаций основано на явлении так называемой «вырожденности» генетического кода: не один, а несколько (до шести) нуклеотидных триплетов могут кодировать синтез ряда аминокислот. Например, синтез аминокислоты серина кодируется триплетами УЦУ, УЦЦ, УЦА, УЦГ, АГУ, АГЦ и изменения (мутация) в одном из триплетов не скажутся, казалось бы, на результате синтеза. Эти рассуждения неубедительны уже по той причине, что кодоны-синонимы требуют для трансляции различной транспортной РНК, а присутствие той или иной транспортной РНК уже вполне функционально значимый признак, несомненно подверженный отбору.

Селективная нейтральность малых мутаций не подтверждается и прямыми экспериментами.

Во всех случаях точного генетического исследования оказывалось, что хорошо изученные мутации оказывают определенное влияние на жизнеспособность особей.

Неудачной оказалась и попытка подкрепить концепцию «недарвинской» эволюции анализом хорошо изученных у разных животных белков крови гемоглобинов. Данные о различиях в последовательности аминокислот в одной из цепей гемоглобина разных животных приведены в табл. 10. Из этих данных следует, что с

увеличением степени филогенетической близости животных растет сходство в строении гемоглобина. На основе этих данных было высказано предположение, что изменения последовательности аминокислот в молекуле гемоглобина не носят адаптивного характера, а отражают лишь определенную спонтанную часть молекулярных перестроек, причем тем большую, чем больше времени прошло с момента дивергенции сравниваемых форм.

Таблица 10

Число различий в последовательности аминокислот в α-цепи гемоглобина некоторых позвоночных животных (по Ф. Добржанскому, 1972)

Объект	Человек	Горилла	Лошадь	Осел	Корова	Овца	Лама	Свинья	Крыса	Мышь	Карп
Человек	0	1	18	20	17	20	20	18	25	17	71
Горилла		0	19	21	18	20	19	19	26	18	70
Лошадь			0	2	18	18	16	17	25	23	70
Осел				0	20	19	18	18	27	25	70
Корова					0	13	22	17	26	20	68
Овца						0	23	18	29	24	70
Лама							0	20	23	18	60
Свинья								0	26	24	70
Крыса									0	28	75
Мышь										0	71
Карп											0

Точное изучение белкового полиморфизма на большом материале разных популяций и подвидов внутри некоторых видов дрозофилы показало, что все перестановки в последовательности аминокислот оказываются в популяциях в состоянии балансированного полиморфизма и часто носят клинальный характер. Эти два обстоятельства с несомненностью указывают на серьезное адаптивное значение таких изменений (хотя адаптивное значение каждой конкретной перестановки пока остается неясным).

В свое время критика ведущего, творческого значения отбора в эволюции часто была вызвана недостаточно глубоким изучением

биологии отдельных видов. Например, возникало сомнение в том, как отбор может «улавливать» ничтожные изменения характера распределения пигмента на крыле бабочки или едва заметные изменения общего тона окраски полевок. Детальное изучение таких случаев в природе показало высокую эффективность отбора и его способность «подхватывать» даже такие, казалось бы, ничтожные признаки. Выше (см. гл. 10) уже приводились расчеты, показывающие, что даже при коэффициенте отбора в 0,01 (т. е. при дифференцированной гибели лишь одной особи из 100) естественный отбор приведет к изменению состава популяции. Некоторое увлечение «недарвинской» эволюцией в наше время связано с неоправданным рассмотрением молекулярно-генетических данных вне общегенетических и эволюционных подходов.

В целом же, разговоры о «недарвинской» эволюции оказываются примером постановки псевдопроблем; исходная посылка (селективная нейтральность малых мутаций) оказывается в основе своей неверной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лишь некоторые из современных проблем, стоящих перед эволюционным учением, были рассмотрены выше. Мы совсем не затронули важной проблемы проявления эволюционных принципов на разных уровнях организации живого (например, правило необратимости эволюции не выполняется на молекулярно-генетическом уровне по отношению к отдельным наследственным изменениям); не сказали о важности выяснения пути от гена к фену — создание теории индивидуального развития, несомненно, окажет мощное влияние и на дальнейшее развитие эволюционной теории. Однако и то, что было сказано о проблемах современного эволюционного учения, достаточно иллюстрирует общее положение: эволюционное учение, опираясь на вскрытый Ч. Дарвином механизм эволюционного процесса, подкрепление синтезом классического дарвинизма с достижениями современной генетики, представляет живой, постоянно развивающийся центральный раздел общей биологии.

Может быть, когда будут выяснены основные закономерности эволюции биогеоценозов, будет создана теория индивидуального развития и будут обнаружены иные, чем на Земле, пути развития живого во Вселенной, современное эволюционное учение, основанное на теории естественного отбора, окажется лишь составной частью какой-то общей теории развития органического мира. Пока же эволюционная теория успешно проходит испытания и с каждым новым принципиальным открытием в биологии эволюционное учение укрепляется. Так было после открытия основных генетических закономерностей в начале XX в., так было в середине XX в., после открытия генетического кода, и так, мы уверены, будет и в дальнейшем.

ГЛАВА 19

ЗНАЧЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОГО УЧЕНИЯ

Из признания самого факта эволюционного развития живой природы и успехов в изучении существующих организмов непосредственно не вытекает понимание движущих сил и закономерностей эволюционного процесса. Они должны быть изучены в рамках специальной дисциплины — эволюционного учения. Знание закономерностей эволюционного развития живой природы важно по двум причинам. Во-первых, только эволюционный подход дает возможность достаточно глубоко понять, обобщить и сопоставить данные любой специальной биологической дисциплины. Во-вторых, эволюционный подход необходим для сознательного планирования и предвидения результатов вмешательства человека в развитие биосферы Земли.

Эволюционное учение и сохранение окружающей среды

Одной из главных проблем человечества сегодня является проблема взаимоотношения его с биосферой. Человечество с момента возникновения все более активно вторгается в биосферу. Благодаря все возрастающей технической оснащенности человечества растет власть человека над природой. Еще две тысячи лет назад Европа была покрыта дремучими лесами, а теперь даже зона степей исчезает как ландшафт. На глазах людей двух-трех поколений стали исчезать из пищевого рациона многие животные продукты (например, осетровые и лососевые рыбы, дичь), множество видов животных и растений находятся на грани исчезновения, а сотни — навсегда исчезли в результате деятельности человека. Деятельность человека ведет к изменению животного и растительного мира целых континентов и географических районов. Кролики в Австралии, воробьи в Северной Америке, элодея и ондатра в водоемах Евразии — не говоря уже о большом числе не так бросающихся в глаза неспециалистам форм — сделались фоновыми, определяющими видами в течение всего лишь нескольких десятилетий. Сельскохозяйственное освоение больших территорий с широким распространением монокультур привело к уничтожению целых природных комплексов и массовым, невиданным размножениям многих видов сорняков и вредителей.

Человек, вторгаясь в природу, еще не научился предвидеть и предупреждать нежелательные последствия своего вмешательства;

и наша власть над природой часто, по существу, оказывается призрачной. Человек использует для борьбы с несколькими «вредителями» гексахлоран, диелдрин, ртутные препараты и многие другие ядовитые и сверхъядовитые вещества. Это немедленно ведет, с одной стороны, к эволюционному «ответу» природы — возникновению ДДТ-устойчивых рас насекомых, «суперкрыс», устойчивых к антикоагулянтам и т. п. С другой стороны, это же воздействие ведет к гибели многих редких популяций животных и растений, не бывших прямыми объектами нашего хозяйственного воздействия.

Часто таким же катастрофическим становится промышленное загрязнение. Миллионы тонн стиральных порошков, попадая в сточные воды, убивают высшие организмы и вызывают невиданное прежде развитие цианей и некоторых микроорганизмов. В результате большие территории и акватории на планете как бы отбрасываются на миллиарды лет назад. Эволюция в этих случаях приобретает уродливые формы, и не исключено, что в будущем человечество столкнется с неожиданной «эволюционной угрозой» со стороны каких-нибудь суперустойчивых к промышленным загрязнениям микроорганизмов, бактерий и цианей, которые смогут изменять облик нашей планеты в совершенно нежелательном направлении.

Во всех таких случаях происходит изменение равновесия биосферы, энергетических потоков, идущих через биогеоценозы, генетической информации, передающейся от поколения к поколению. Изучение последствий изменения равновесного состояния в любых развивающихся сообществах организмов — важная эволюционная проблема. Без ее исследования нельзя рационально вмешиваться в процессы, протекающие в биосфере Земли.

Поэтому ныне голоса в защиту природы, ранее часто звучавшие лишь с позиций эстетики, превращаются в грозное предупреждение о важности сохранения бесценного, уникального, созданного в процессе миллиардов лет эволюции на Земле, генетического фонда. Никто сегодня не может сказать, для чего завтра может понадобиться генофонд волка, гаттерии или махаона. Но уже сегодня мы понимаем, что генофонды всех без исключения видов живых существ представляют собой ни с чем не сравнимый, бесценный дар эволюционного процесса. Даже частичное его уничтожение является безумием с эволюционной точки зрения.

Эволюционное учение и будущее человека как биологического вида

Эволюционное учение ставит сложнейший комплекс проблем, прямо касающихся и вида *Homo sapiens*. Человек, с одной стороны,— результат биологической эволюции и подчиняется биологическим закономерностям, с другой стороны — существо социальное. Признавая социальные закономерности ведущими в развитии челове-

11—4402

ческого общества, было бы неправильно игнорировать те эволюционно-биологические закономерности, которые сформировали человека как биологический вид. Есть проблемы, связанные с нарушением эволюционно сложившихся реакций *Homo sapiens* на факторы внешней среды, есть проблемы, связанные с выяснением возможностей дальнейшей эволюции человека как особого вида, и другие.

Человек как вид возник в условиях чистой атмосферы, минерализованной лишь естественными соединениями пресной воды и т. д.

Глобальные изменения некоторых на первый взгляд несущественных компонентов среды в современной биосфере могут оказаться основой возникновения совершенно нежелательных биологических последствий, ликвидация которых представит значительные трудности для общества.

Один из примеров — чрезвычайно широкое распространение в последние десятилетия во всем мире аллергических заболеваний. Аллергия — болезненная реакция организма (обычно кожных покровов и слизистых оболочек) на какие-то в основном химические воздействия внешней среды — становится поистине болезнью века. Здесь мы также сталкиваемся с реакцией организма человека на неапробированные в ходе эволюции условия (повышенное содержание в атмосфере больших городов и целых районов разных стран прежде отсутствовавших химических веществ и их соединений, необычные примеси в питьевой воде, использование в быту множества синтетических препаратов, и т. д.). Решение таких проблем лежит, конечно, в сфере действия медицины, охраны окружающей среды, но оно будет не полным без многих положений эволюционного учения.

Эволюция человека как биологического вида теснее, чем это кажется на первый взгляд, связана с эволюцией множества видов животных, растений и микроорганизмов. В данном случае имеется ввиду не простая зависимость человека от пищевых продуктов естественного происхождения, а непосредственная связь человека с другими организмами, обитающими внутри нашего тела, на поверхности кожи, во вдыхаемом воздухе и др. Обычно эти микроорганизмы безвредны, так как на протяжении сопряженной эволюции все они коадаптированы друг с другом и с человеком. Многие из микроорганизмов, населяющих наше тело, ныне необходимые компоненты того своеобразного биоценоза, которым является тело человека (кишечная флора и фауна, например, молочно-кислые бактерии, некоторые дрожжи и многие другие виды микроорганизмов).

Но существуют и патогенные (болезнетворные) микроорганизмы, вызывающие как сравнительно легкие (например, грипп), так и тяжелые инфекционные заболевания (чума, холера, тиф, малярия и др.). И когда весь мир охватывает очередная пандемия гриппа (рис. 90), против которой оказываются бессильными в прошлом эффективные вакцины и сыворотки, человечество стал-

кивается с чисто эволюционной проблемой — возникновением в одной из популяций вирусов гриппа новой более патогенной формы. Так, казалось бы, теоретический вопрос о темпах эволюции приобретает актуальность и злободневность.

В современном мире мы часто сталкиваемся с совершенно безграмотными эволюционными подходами там, где такая грамотность необходима. Пример тому — распространение антибиотиков в последние десятилетия. Эти высокоэффективные лекарства при широком распространении и неумеренном употреблении ведут как к гибели части нашего «биоценоза» — бактерий-симбионтов, обитающих в организме человека, так и к возникновению все более патогенных микроорганизмов (антибиотики становятся агентом отбора все более и более вирулентных штаммов). Вот почему дозы антибиотиков, которые еще несколько лет назад были достаточными для подавления болезни, оказываются сегодня недостаточными. Однако бесконечное увеличение концентрации антибиотика невозможно, поскольку оно чревато опасными последствиями для нормального функционирования организма человека. Особенно опасным стало увлечение антибиотиками в сфере производства животноводческой продукции. Массированное применение антибиотиков для лечения и профилактики заболеваний и как стимуляторов роста сельскохозяйственных животных, мясо которых впоследствии идет в пищу человека, приводит к резкому ослаблению наших защитных реакций против патогенных микроорганизмов. Это вынудило многие страны принять строгие ограничения на употребление антибиотиков в сельском хозяйстве.

Эволюционное учение важно и для изучения вопроса о дальнейшей эволюции самого человека. Выше уже отмечалось действие различных элементарных эволюционных факторов в человеческом обществе и был сделан вывод о значительном снижении давления таких факторов, как естественный отбор, изоляция и волны численности. Последствия такого перераспределения относительного значения эволюционных факторов заслуживают тщательного анализа; они должны быть учтены в будущих перспективных планах развития общества.

Следовательно, *человек как биологический вид никогда полностью не освободится от власти эволюционных законов. Поэтому знание законов и учет возможных результатов их действия оказываются важными и необходимыми для развития человечества в целом.*

Значение эволюционного учения для практики

Трудно преувеличить значение эволюционного учения для практики. В основу научной селекции должен быть положен эволюционный подход, поскольку только он в состоянии служить основой крупномасштабного планирования направлений селекционной ра-

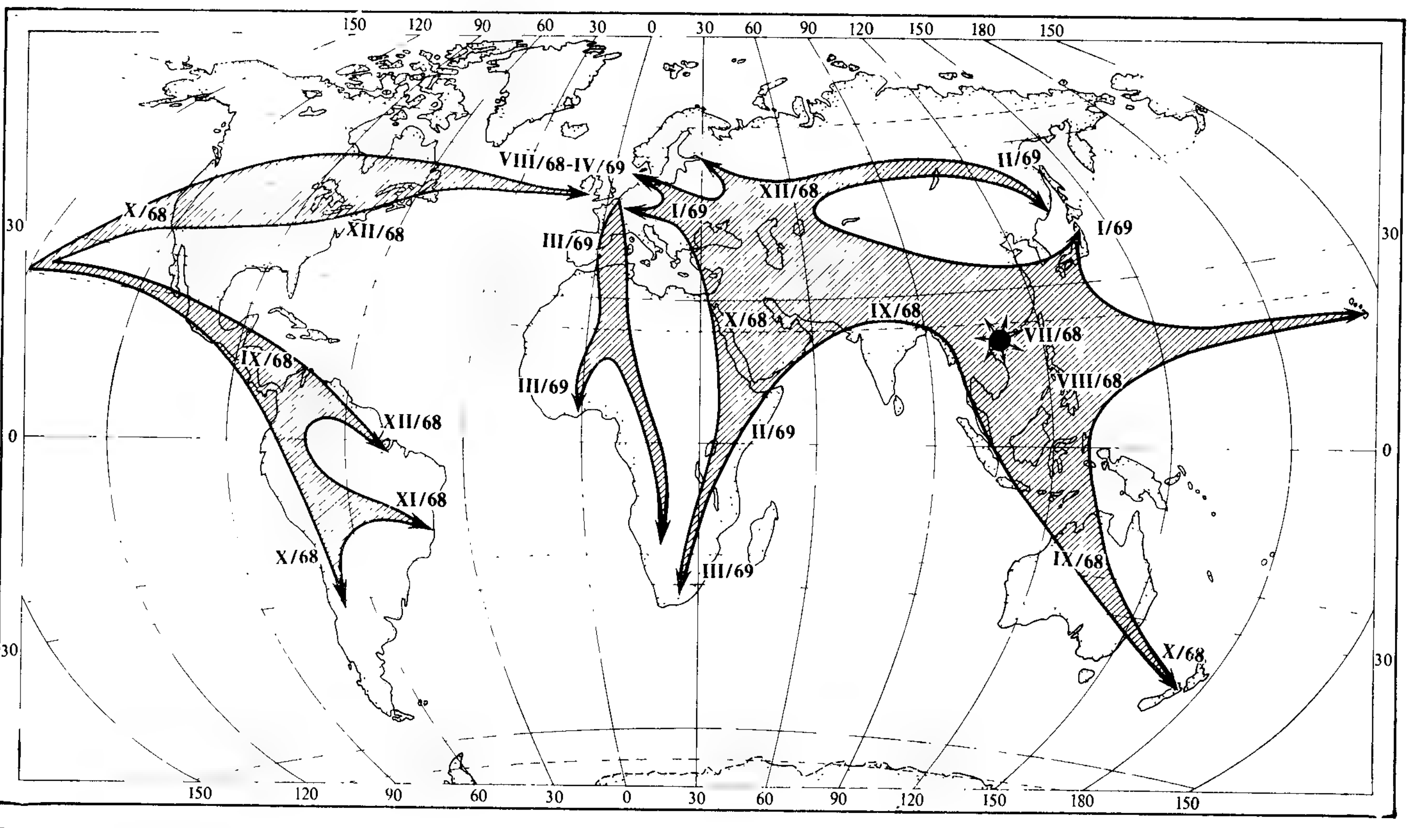


Рис. 90. Распространение пандемии гриппа 1968—1969 гг. по континентам (по материалам журнала «Нейчурал Хистори).

Пример протекання современных микроэволюционных процессов, основанных на возникновении и распространении резистентности к прежде прнменявшимся средствам защиты

боты, в частности, для повышения биологической продуктивности биосферы нашей планеты. Население Земли увеличивается примерно на 3% в год, а современные методы хозяйствования, включая селекцию новых, более продуктивных сортов и пород, явно отстают от демографического взрыва. Выход из этого положения заключается только в широком, эволюционно-грамотном подходе к природе. Разумное изменение природы — «управляемая эволюция» — должна коснуться не только создания новых пород и сортов (на отдаленной гибридизации и полиплоидии) и введения в культуру новых групп микроорганизмов, растений и животных из огромного (пока) числа диких видов, но и перехода от монокультур в сельском хозяйстве — к поликультурам.

Наиболее продуктивны по степени утилизации первичного источника энергии на Земле — солнечного света, как известно, некоторые очень сложные биогеоценозы умеренной зоны планеты типа ковыльных степей. Поэтому в будущем, несомненно, стихийно возникшие при развитии человечества агроценозы, основанные на монокультурах, должны уступить место комплексным, значительно более сложным агроценозам, основанным на поликультурах. Видимо, именно переход к поликультурам будет означать теоретически наиболее дальновидную форму *«управляемой эволюции»* в области сельскохозяйственного производства, в которой должны быть интегрированы достижения таких отдельных этапов овладения эволюцией, как прогнозирование эволюции отдельных видов, управление равновесным состоянием сложных систем и др.

Серьезным направлением практически важных эволюционных работ ближайшего будущего представляется и перевод потенциально богатых рыбных, лесных, зверобойных, охотничьих и других промыслов на рельсы хозяйства путем изменения генотипического состава популяций в желаемом направлении (например, посредством воздействия на элементарные эволюционные факторы). Эти и другие мероприятия, осуществляемые в живой природе на широкой эволюционно-грамотной основе, способны заметно повысить биологическую продуктивность биосферы нашей планеты.

Следует еще раз упомянуть об отрицательном для человечества значении возникновения новых форм живых организмов в результате идущего и в наши дни процесса микроэволюции и действующего ныне может быть даже более интенсивно, чем в другие периоды развития человеческого общества. Выше уже неоднократно упоминались последствия такой эволюции, приведшие к возникновению, например, ДДТ-устойчивых рас насекомых, устойчивых против лекарств форм микроорганизмов, насекомых, уничтожающих изделия из искусственного волокна и др.

С изменением биосферы важно создание полезных форм с принципиально новыми, ранее не существовавшими в природе, свойствами. Приведем лишь несколько примеров такого рода. Одной из серьезных проблем охраны окружающей среды является быстрая утилизация большого количества пластмассовых отходов, и в частности пленочных и полимерных покрытий. Эти отходы годами не

разлагаются гнилостными бактериями, с трудом сжигаются и т. п. Направленная селекция позволила создать формы бактерий, способные питаться подобными отходами и разлагать их в процессе своей жизнедеятельности. В другом случае в результате селекции были созданы высокопродуктивные формы микроорганизмов, способные расти и производить усвояемые белки, питаясь низкомолекулярными углеводами нефти. Это, по существу, микроэволюционное достижение имеет важное значение для обеспечения развивающегося человечества пищевым белком.

Надо понимать, что появление новой формы — лишь первая фаза сложного и многогранного процесса микроэволюции. Возникшая в процессе развития природной популяции новая видовая форма еще не является настоящим видом: она должна завоевать свое «место под солнцем» — войти в состав биогеоценозов, занять свое место в биосферном круговороте вещества и энергии и «встроиться» в процессы, определяющие сохранение равновесных состояний в каждом биогеоценозе. Точно так же искусственно созданные формы с новыми свойствами должны «встроиться» в измененную биосферу и резко не нарушать сложившихся равновесных состояний. Представим на минуту, что выведенные новые бактерии, пожирающие пластмассы, широко и бесконтрольно распространятся по планете. Это может привести не только к уничтожению отходов, но и всех доступных пластмассовых изделий. Предвидеть такие неожиданности помогает знание основ учения о микроэволюции.

Все сказанное — свидетельство того, что только широкий эволюционно-грамотный подход способен подсказать оптимальные пути повышения биологической продуктивности биосферы Земли — стать основой перспективного планирования «биологического» хозяйства человечества на Земле.

Методологическое значение эволюционного учения

С тех пор как Ч. Дарвином был вскрыт основной механизм эволюционного процесса, телеология, по выражению К. Маркса, была изгнана из естествознания. Уже этим объясняется важнейшее методологическое значение, которое имеет и всегда будет иметь эволюционное учение. Современное эволюционное учение и его центральное ядро — теория естественного отбора, основаны на объективно установленных материальных явлениях: существовании наследственной изменчивости особей, реальных в популяциях процессах микроэволюции и т. д. Весь эволюционный процесс в целом и полностью объясним деятельностью материальных факторов, без привлечения каких-либо иных сил.

Материализм эволюционного учения и в его историзме: организация всего живого (от строения генетического кода до строения биосферы в целом) рассматривается как результат исторического

развития, как результат процессов, имевших в прошлом свое начало и основанных в свою очередь на более ранних процессах.

Сила и убедительность современного эволюционного учения столь велика, что даже католическая церковь вынуждена признать естественным происхождение человека как биологического существа. В энциклике «Происхождение человека» (1950) Римский папа Пий XII вынужден был провозгласить: «Учение церкви не запрещает эволюционному учению в соответствии с современным состоянием человеческой науки и теологии быть предметом исследований... специалистов до тех пор, пока они производят исследования о происхождении человеческого тела из уже существующей живой материи, несмотря на то, что католическая вера обязывает нас придерживаться взгляда, что души созданы непосредственно богом»[1]. Ныне спор между материалистами и идеалистами в области антропогенеза идет лишь о возможности возникновения «души». Анализ формирования высшей нервной деятельности в ряду предковых и родственных человеку современных форм млекопитающих позволяет с уверенностью ответить, что все проявления психической сферы в такой же мере результат естественноисторических процессов, как и морфофизиологические особенности организма человека.

Эволюция в целом выступает как результат борьбы противоположностей, разрешения противоречий между важностью сохранения уже существующего и необходимостью его изменения под влиянием новых условий. В теории эволюции органический мир рассматривается в непрерывном движении и всеобщности связей и противоречий. Закономерный процесс развития органического мира покоится на объективно случайных явлениях; спонтанно возникающие наследственные изменения вводятся в определенное русло естественным отбором. Изменчивость как неизбежный и закономерный процесс на молекулярно-генетическом уровне становится случайной на уровне индивидуальных вариаций и гибели особей в борьбе за существование и вновь переходит в закономерность в направленности всего процесса эволюции.

Глубоко диалектично в эволюционном учении понимание самого процесса развития как постоянной смены постепенных и количественных изменений (например, на уровне вида), изменений резких и качественных (возникновение нового вида). Каждая вновь возникшая форма в эволюции — новый этап того или иного масштаба, скачок в эволюционном процессе. Теория эволюции с успехом объясняет неизбежность образования ступенчатого многообразия органических форм, иерархичности и дискретности системы живых организмов, непрерывности и прерывности всего процесса эволюции. Движущие силы эволюции содержатся внутри каждой из развивающихся систем для вида — внутри вида, для популяции — внутри популяции, для биогеоценоза — внутри биогеоценоза. Весь

---

[1] Вессель Г. Вирусы — чудо противоречия. М., 1965, с. 79.

процесс эволюции как нельзя более убедительно иллюстрирует процесс саморазвития, идущий посредством постоянного возникновения и снятия противоречий, перерывов постепенности и развития с возвращением, казалось бы, к уже пройденному, но возвращением на ином уровне, на следующем витке спирали.

* * *

Эволюционное учение — не застывшая система догм, а центральное теоретическое направление общей биологии, живо откликающееся на каждое новое крупное открытие в любой области естествознания и все более укрепляющееся с каждым таким открытием. Так может происходить только в том случае, если эволюционное учение вскрывает фундаментальные закономерности строения и развития органической природы.

Сегодня эволюционное учение позволяет интегрировать достижения всех специальных биологических дисциплин (определяя в значительной степени направления каждой из них), завтра эволюционное учение станет теоретической основой оптимальной стратегии взаимоотношения развивающегося Человечества и биосферы Земли.

ЛИТЕРАТУРА

Общая

Берман З. И., Завадский К. М., Зеликман А. Л., Парамонов А. А., Полянский Ю. И. Современные проблемы эволюционной теории. Л., «Наука», 1967.

Вернадский В. И. Биосфера. М., «Мысль», 1967.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь. Собр. соч. Т. III, М — Л., Изд-во АН СССР, 1939.

Дарвин Ч. Изменение домашних животных и культурных растений. Собр. соч. Т IV, М. — Л., Изд-во АН СССР, 1951.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., «Мир», 1972.

Медников Б. М. Дарвинизм в XX веке. М., «Сов. Россия», 1975.

Парамонов А. А. Курс дарвинизма. М., «Сов. наука», 1945.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., «Наука», 1969.

Шеппард Ф. М. Естественный отбор и наследственность. М, «Просвещение», 1970.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л., «Наука», 1969.

Хаксли Дж. Удивительный мир эволюции. М., «Мир», 1971.

К части I

Белозерский А. Н. Молекулярная биология — новая ступень познания природы. М., «Знание», 1967.

Бернал Дж. Возникновение жизни. М., «Мир», 1969.

Бобринский Н. А. Зоогеография и эволюция. М. — Л., Госиздат, 1927.

Вилли К. Биология. М., «Мир», 1972.

Кальвин М. Химическая эволюция. М., «Мир», 1971.

Ливанов Н. А. Пути эволюции животного мира. М., Изд-во АН СССР, 1955.

Опарин А. И. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М., Изд-во АН СССР, 1967.

Рауп Д., Стенли С. Основы палеонтологии. М., «Мир», 1974.

Тахтаджян А. Л. Происхождение и рассеяние цветковых растений. Л., «Наука», 1970.

Шредингер Э. Что такое жизнь? М., Атомиздат, 1972.

К части II

Астауров Б. Л., Гайсинович А. Е., Нейфах А. А., Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Биология вчера и сегодня. М., «Знание», 1969.

Берман З. И., Завадский К. М., Зеликман А. Л., Полянский В. И., Парамонов А. А. История эволюционных учений в биологии. Л., «Наука», 1966.

Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина. Л., «Наука», 1973.

История биологии. С древнейших времен до начала XX века. Под ред. С. Р. Микулинского. М., «Наука», 1972.

Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. — В кн.: Классики советской генетики, Л., «Наука», 1968.

Гайсинович А. Е. Зарождение генетики. М., «Наука», 1967.

К части III

Беляев М. М. Окраска животных и естественный отбор. М., Учпедгиз, 1947.

Дарвин Ч. Движения и повадки лазающих растений. Собр. соч. Т. 8, М. — Л., Изд-во АН СССР, 1941.

Завадский К. М. Вид и видообразование. Л., «Наука», 1968.

Котт Х. Приспособительная окраска животных. М., ИЛ, 1950.

Кэйн А. Вид и его эволюция. М., ИЛ, 1958.

Лэк Дж. Численность животных и ее регуляция в природе. М., ИЛ, 1957.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1968.

Синская Е. Н. Динамика вида. М. — Л., Сельхозгиз, 1948.

Сукачев В. Н. Проблемы фитоценологии. Собр. соч. Т. III, Л., «Наука», 1975.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М., «Наука», 1973.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса. М., «Знание», 1974.

Холдэн Дж. Б. С. Факторы эволюции. М. — Л., Биомедгиз, 1935.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск. Тр. Ин-та экологии растений и животных АН СССР, вып. 65, 1969.

Шварц С. С. Экология и эволюция. М., «Знание», 1974.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М., «Наука», 1968.

Эрлих П., Холм Р. Процесс эволюции. М., «Мир», 1966.

Юсуфов А. Г., Магомедова А. К. Эволюционное учение и методика его преподавания. Махачкала, Дагучпедгиз, 1975.

К части IV

Гиляров М. С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. М., «Наука», 1970.

Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор. Собр. соч. Т. 5. Изд-во АН СССР. М. — Л., 1953.

Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов. Л., Изд-во ЛГУ, 1954.

Дорн А. Происхождение позвоночных животных и принцип смены функций. М. — Л., Биомедгиз, 1939.

Захваткин А. А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М., Изд-во «Сов. наука», 1949.

Мюллер Ф., Геккель Э. Основной биогенетический закон. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1940.

Рогинский Я. Я. Проблемы антропогенеза. М., «Высшая школа», 1969.

Северцов А. Н. Морфобиологическая теория эволюции и теория филэмбриогенеза. Собр. соч. Т. III. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1945.

Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. М., Изд-во МГУ, 1967.

Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М., ИЛ, 1948.

Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., Изд-во ЛГУ, 1954.

Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1939.

К части V

Дювиньо П., Танг М. Биосфера и место в ней человека. М., «Прогресс», 1968.

Камшилов М. М. Эволюция биосферы. М., «Наука», 1974.

Методологические аспекты исследовании биосферы. М., «Наука», 1975.

Одум Е. Основы экологии. М., «Мир», 1975.

Серебровский А. С. Некоторые проблемы органической эволюции. М., «Наука», 1973.

Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. М., «Мир», 1971.

Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск. «Наука», 1968.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

УКАЗАТЕЛЬ НАЗВАНИЙ ОРГАНИЗМОВ

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

СОДЕРЖАНИЕ

Часть II

Часть III

Часть IV

Часть V

Алексей Владимирович Яблоков,
Абдулмалик Гасамутдинович Юсуфов

ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ

Редактор Т. А. Рыкова. Художник Л. Е. Коленков. Художественный редактор Т. А. Коленкова. Технический редактор С. П. Передерий Корректор Е. К. Штурм.
Т-09997 Сдано в набор 18/XI 1975 г. Подп. к печати 9/VII 1976 г. Формат 60×90$^1/_{16}$. Бум. тип. № 1. Объем 21 печ. л.+0,25 п. л. (форзац) Усл. п. л. 21 +0,25 (форзац) Уч.-изд. л. 23,13 Изд № Е-275. Тираж 20 000 экз. Цена 1 р.02 к. План выпуска литературы издательства «Высшая школа» (вузы и техникумы) на 1976 г. Позиция № 90. Москва, К-51, Неглинная ул., д. 29/14, издательство «Высшая школа».
Московская типография № 8 «Союзполиграфпрома» при Государственном комитете Совета Министров СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. Хохловский пер., 7. Зак. 4402



А. В. ЯБЛОКОВ, А. Г. ЮСУФОВ

ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ

